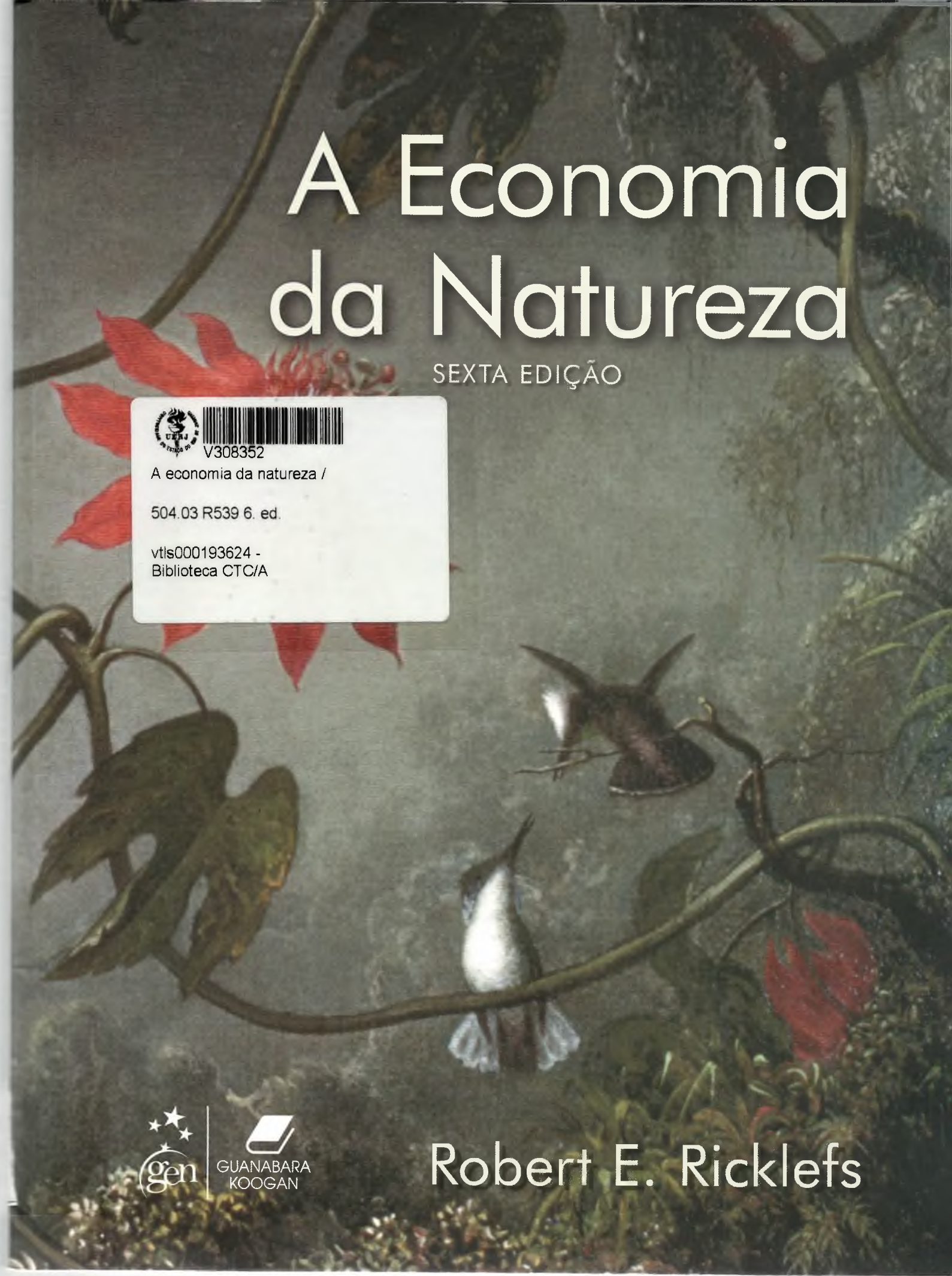
A Economia da Natureza

SEXTA EDIÇÃO

V308352
A economia da natureza /
504.03 R539 6. ed.
vtls000193624 -
Biblioteca CTC/A



gen | GUANABARA KOOGAN

Robert E. Ricklefs

CONTEÚDO RESUMIDO

CAPÍTULO 1 Introdução, 1

PARTE I A VIDA E O AMBIENTE FÍSICO

CAPÍTULO 2 Adaptações ao Ambiente Físico: Água e Nutrientes, 20
CAPÍTULO 3 Adaptações ao Ambiente Físico: Luz, Energia e Calor, 33
CAPÍTULO 4 Variação no Ambiente: Clima, Água e Solo, 54
CAPÍTULO 5 O Conceito de Biomas na Ecologia, 77

PARTE II ORGANISMOS

CAPÍTULO 6 Evolução e Adaptação, 100
CAPÍTULO 7 As Histórias de Vida e o Ajustamento Evolutivo, 117
CAPÍTULO 8 Sexo e Evolução, 141
CAPÍTULO 9 Família, Sociedade e Evolução, 160

PARTE III POPULAÇÕES

CAPÍTULO 10 A Distribuição e a Estrutura Espacial das Populações, 175
CAPÍTULO 11 Crescimento Populacional e Regulação, 197
CAPÍTULO 12 Dinâmica Temporal e Espacial das Populações, 221
CAPÍTULO 13 Genética Populacional, 238

PARTE IV INTERAÇÕES DE ESPÉCIES

CAPÍTULO 14 As Interações Entre as Espécies, 255
CAPÍTULO 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso, 268
CAPÍTULO 16 A Competição, 291
CAPÍTULO 17 A Evolução das Interações das Espécies, 307

PARTE V COMUNIDADES

CAPÍTULO 18 Estrutura das Comunidades, 328
CAPÍTULO 19 Sucessão Ecológica e Desenvolvimento da Comunidade, 349
CAPÍTULO 20 Biodiversidade, 366
CAPÍTULO 21 História, Biogeografia e Biodiversidade, 391

PARTE VI ECOSSISTEMAS

CAPÍTULO 22 Energia no Ecossistema, 412

CAPÍTULO 23 Caminhos dos Elementos nos Ecossistemas, 428

CAPÍTULO 24 A Regeneração de Nutrientes em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos, 448

PARTE VII APLICAÇÕES ECOLÓGICAS

CAPÍTULO 25 Ecologia da Paisagem, 469

CAPÍTULO 26 Biodiversidade, Extinção e Conservação, 484

CAPÍTULO 27 Desenvolvimento Econômico e Ecologia Global, 506

CONTEÚDO

CAPÍTULO 1 Introdução, 1

Os sistemas ecológicos podem ser tão pequenos quanto os organismos ou tão grandes quanto a biosfera, 3

Os ecólogos estudam a Natureza de várias perspectivas, 5

As plantas, os animais e os micro-organismos representam diferentes papéis nos sistemas ecológicos, 6

O *habitat* define o lugar de um organismo na Natureza; o nicho define o seu papel funcional, 9

Sistemas e processos ecológicos têm escalas características de tempo e espaço, 10

Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos básicos, 11

Os ecólogos estudam o mundo natural por observação e experimentação, 12

Os humanos são uma parte importante da biosfera, 15

Os impactos humanos no mundo natural têm se tornado crescentemente um foco da Ecologia, 17

ECÓLOGOS EM CAMPO

A introdução da perca-do-nilo no lago Victoria, 15

A lontra-do-mar da Califórnia, 16

PARTE I A VIDA E O AMBIENTE FÍSICO

CAPÍTULO 2 Adaptações ao Ambiente Físico: Água e Nutrientes, 20

A água tem muitas propriedades favoráveis à vida, 22

Muitos nutrientes inorgânicos estão dissolvidos na água, 23

As plantas obtêm água e nutrientes do solo pelo potencial osmótico de suas células radiculares, 25

As forças geradas pela transpiração ajudam a mover a água das raízes para as folhas, 27

O equilíbrio de sal e o de água passam de mão em mão, 28

Os animais devem excretar o excesso de nitrogênio sem perder muita água, 31

ECÓLOGOS EM CAMPO

Osmorregulação *flip-flopping* num pequeno invertebrado marinho, 30

CAPÍTULO 3 Adaptações ao Ambiente Físico: Luz, Energia e Calor, 33

A luz é a fonte primária de energia para a biosfera, 34

As plantas capturam energia da luz do Sol pela fotossíntese, 36

As plantas modificam a fotossíntese em ambientes com alto estresse de água, 37

A difusão limita a assimilação de gases dissolvidos da água, 40

A temperatura limita a ocorrência de vida, 42

Cada organismo funciona melhor sob um restrito intervalo de temperaturas, 44

O ambiente térmico inclui diversas vias de ganho e perda de calor, 44

A homotermia aumenta a taxa metabólica e a eficiência, 49

MUDANÇA GLOBAL

O dióxido de carbono e o aquecimento global, 46

ECÓLOGOS EM CAMPO

Mantendo-se frio em ilhas tropicais, 48

CAPÍTULO 4 Variação no Ambiente: Clima, Água e Solo, 54

Os padrões globais na temperatura e na precipitação são estabelecidos pela radiação solar, 55

As correntes oceânicas distribuem o calor, 58

O deslocamento latitudinal do zênite solar causa variação sazonal no clima, 61

Mudanças induzidas pela temperatura na densidade da água impulsionam ciclos sazonais nos lagos temperados, 62

O clima e o tempo passam por mudanças irregulares e frequentemente imprevisíveis, 63

Características topográficas causam variações locais no clima, 66

O clima e o leito rochoso subjacente interagem para diversificar os solos, 69

ECÓLOGOS EM CAMPO

Um registro climático de meio milhão de anos, 66

O que veio primeiro: o solo ou a floresta?, 73

CAPÍTULO 5 O Conceito de Biomas na Ecologia, 77

O clima é o grande determinante das formas de crescimento e da distribuição das plantas, 79

O clima define as fronteiras dos biomas terrestres, 80

Os diagramas climáticos de Walter distinguem os grandes biomas terrestres, 82

As zonas de clima temperado têm temperaturas médias anuais entre 5 e 20°C, 85

As zonas de clima polar e boreal têm temperaturas médias abaixo de 5°C, 88

As zonas de clima nas latitudes tropicais têm temperaturas médias acima de 20°C, 90

O conceito de bioma deve ser modificado para os sistemas de água doce, 92

Os sistemas aquáticos marinhos são classificados principalmente pela profundidade da água, 96

PARTE II ORGANISMOS

CAPÍTULO 6 Evolução e Adaptação, 100

O fenótipo é a expressão externa do genótipo de um indivíduo, 102

As adaptações resultam da seleção natural sobre a variação herdada dos atributos que afetam o ajustamento evolutivo, 103

Mudanças evolutivas nas frequências dos alelos têm sido registradas em populações naturais, 107

Os indivíduos podem responder a seus ambientes e aumentar seu ajustamento, 109

A plasticidade fenotípica permite aos indivíduos se adaptarem às mudanças ambientais, 111

ECÓLOGOS EM CAMPO

A rápida evolução em resposta a um parasitoide introduzido, 105

Um experimento de transplante recíproco, 114

CAPÍTULO 7 As Histórias de Vida e o Ajustamento Evolutivo, 117

As negociações na alocação de recursos proporcionam uma base para a compreensão das histórias de vida, 119

As histórias de vida variam ao longo de um *continuum* lento–rápido, 120

As histórias de vida equilibram as demandas entre a reprodução atual e a futura, 121

Organismos semélparos reproduzem-se uma vez e então morrem, 126

A senescência é um declínio na função fisiológica com o aumento da idade, 128

As histórias de vida respondem às variações no ambiente, 130

As histórias de vida individuais são sensíveis às influências do ambiente, 133

Os animais forrageiam de modo a maximizar seu ajustamento, 134

MUDANÇA GLOBAL

O aquecimento global e o tempo de floração, 130

ECÓLOGOS EM CAMPO

O custo do investimento parental no falcão-europeu, 121

Forrageamento ótimo por estorninhos, 135

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 1

Forrageamento Espacialmente Particionado por Aves Oceânicas, 138

CAPÍTULO 8 Sexo e Evolução, 141

A reprodução sexual mistura o material genético de dois indivíduos, 143

A reprodução sexuada tem custo, 144

O sexo é mantido pelas vantagens de produzir filhotes geneticamente variados, 145

Os indivíduos podem ter função feminina, função masculina, ou ambas, 147

A razão sexual dos filhotes é modificada pela seleção natural, 149

Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acoplamento de machos e fêmeas numa população, 152

A seleção sexual pode resultar em dimorfismo sexual, 155

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os parasitas e o sexo dos caracóis de água doce, 145

Os efeitos da pesca na troca de sexo, 149

CAPÍTULO 9 Família, Sociedade e Evolução, 160

A territorialidade e as hierarquias de dominância organizam as interações sociais nas populações, 162

Os indivíduos ganham vantagens e sofrem desvantagens da vida em grupo, 163

A seleção natural equilibra os custos e os benefícios dos comportamentos sociais, 163

A seleção de parentes favorece comportamentos altruístas em direção a indivíduos aparentados, 164

A cooperação entre indivíduos em famílias extensas implica a operação da seleção parental, 168

As análises da teoria dos jogos ilustram as dificuldades para cooperação entre indivíduos não aparentados, 169

Os pais e os filhotes podem entrar em conflito sobre os níveis de investimento parental, 170

As sociedades de insetos surgem do altruísmo de irmãos e da dominância parental, 171

ECÓLOGOS EM CAMPO

São os atos cooperativos sempre atos de altruísmo?, 167

PARTE III POPULAÇÕES

CAPÍTULO 10 A Distribuição e a Estrutura Espacial das Populações, 175

As populações estão limitadas aos *habitats* ecologicamente adequados, 177

A modelagem de nicho ecológico prevê a distribuição das espécies, 181

A dispersão dos indivíduos reflete a heterogeneidade de *habitat* e as interações sociais, 182

A estrutura espacial das populações acompanha a variação ambiental, 186

Três tipos de modelo descrevem a estrutura espacial das populações, 188

A dispersão é essencial à integração das populações, 189

A macroecologia explica os padrões de tamanho de abrangência e densidade populacional, 192

MUDANÇA GLOBAL

Temperaturas em mudança nos oceanos e o deslocamento de distribuições de peixes, 182

ECÓLOGOS EM CAMPO

Efeitos dos corredores de *habitat* sobre a dispersão e a distribuição numa floresta de pinheiro da planície costeira do Atlântico, 191

CAPÍTULO 11 Crescimento Populacional e Regulação, 197

As populações crescem por multiplicação, e não por adição, 199

A estrutura etária influencia a taxa de crescimento populacional, 201

Uma tábua de vida resume o cronograma de idade específica de sobrevivência e fecundidade, 204

A taxa intrínseca de aumento pode ser estimada da tábua de vida, 208

O tamanho da população é regulado por fatores dependentes da densidade, 213

ECÓLOGOS EM CAMPO

Construindo tábuas de vida para populações naturais, 206

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 2

As Taxas de Natalidade e Mortalidade Influenciam a Estrutura Etária da População e a Taxa de Crescimento, 204

CAPÍTULO 12 Dinâmica Temporal e Espacial das Populações, 221

A flutuação é a regra para as populações naturais, 222

A variação temporal afeta a estrutura etária das populações, 224

Os ciclos populacionais resultam de retardos de tempo na resposta das populações às suas próprias densidades, 225

As metapopulações são subpopulações discretas conectadas pelo movimento de indivíduos, 229

Os eventos fortuitos podem levar pequenas populações à extinção, 232

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os retardos do tempo e as oscilações em populações de mosca-varejeira, 228

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 3

A Extinção Estocástica com Taxas de Crescimento Populacional Variáveis, 234

CAPÍTULO 13 Genética Populacional, 238

A fonte última de variação genética é a mutação, 239

Os marcadores genéticos podem ser usados para estudar os processos populacionais, 240

A variação genética é mantida por mutação, migração e variação ambiental, 241

A Lei de Hardy–Weinberg descreve as frequências dos alelos e dos genótipos em populações ideais, 242

O endocruzamento reduz a frequência dos heterozigotos em uma população, 244

A deriva genética em pequenas populações causa perda de variação genética, 246

O crescimento e o declínio da população deixam diferentes traços genéticos, 248

A perda de variação por deriva genética é equilibrada pela mutação e migração, 249

A seleção em ambientes espacialmente variáveis pode diferenciar as populações geneticamente, 251

ECÓLOGOS EM CAMPO

A depressão por endocruzamento e o aborto seletivo nas plantas, 246

PARTE IV INTERAÇÕES DE ESPÉCIES

CAPÍTULO 14 As Interações Entre as Espécies, 255

Todos os organismos estão envolvidos em interações consumidor–recurso, 257

A dinâmica de interações consumidor–recurso refletem respostas evolutivas mútuas, 258

Os parasitas mantêm uma delicada relação consumidor–recurso com seus hospedeiros, 260

A herbivoria varia com a qualidade das plantas como recursos, 262

A competição pode ser um resultado indireto de outros tipos de interações, 263

Os indivíduos de diferentes espécies podem colaborar em interações mutualistas, 264

ECÓLOGOS EM CAMPO

Evitação de predador e desempenho de crescimento nas larvas de sapos, 259

As acácias hospedam e alimentam as formigas que as protegem dos herbívoros, 265

CAPÍTULO 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso, 268

Os consumidores podem limitar as populações-recurso, 270

Muitas populações de predadores e presas aumentam e diminuem em ciclos regulares, 272

Modelos matemáticos simples podem produzir as interações cíclicas predador–presa, 277

A dinâmica patógeno–hospedeiro pode ser descrita pelo modelo S-I-R, 280

O modelo de Lotka–Volterra pode ser estabilizado pela saciedade do predador, 282

Diversos fatores podem reduzir as oscilações dos modelos predador–presa, 285

Os sistemas consumidor–recurso podem ter mais do que um estado estável, 285

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os experimentos de Huffaker nas populações de ácaros, 275

Testando uma previsão do modelo Lotka–Volterra, 279

Os fungos quitrídios e o declínio global dos anfíbios, 281

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 4

Máxima Produtividade Sustentável: Aplicando Conceitos de Ecologia Básica ao Manejo dos Pesqueiros, 288

CAPÍTULO 16 A Competição, 291

Os consumidores competem por recursos, 293

A falha das espécies em coexistir nas culturas de laboratório levou ao princípio da exclusão competitiva, 296

A teoria da competição e coexistência é uma extensão dos modelos de crescimento logístico, 296

A competição assimétrica pode ocorrer quando diferentes fatores limitam as populações de competidores, 298

A produtividade do *habitat* pode influenciar a competição entre as espécies de plantas, 299

A competição pode ocorrer através de interferência direta, 300

Os consumidores podem influenciar o resultado da competição, 302

ECÓLOGOS EM CAMPO

A competição aparente entre corais e algas mediada pelos micróbios, 304

CAPÍTULO 17 A Evolução das Interações das Espécies, 307

As adaptações em resposta à predação demonstram a seleção por agentes biológicos, 310

Os antagonistas evoluem em resposta um ao outro, 312

A coevolução em sistemas planta–patógeno revela interações genótipo–genótipo, 314

As populações de consumidores e de recursos podem atingir um estado evolutivo estacionário, 315

A capacidade competitiva responde à seleção, 316

A coevolução envolve respostas evolutivas mútuas por populações interagindo, 320

MUDANÇA GLOBAL

Espécies de plantas invasoras e o papel dos herbívoros, 322

ECÓLOGOS EM CAMPO

A evolução em moscas-domésticas e seus parasitoides, 313

De volta da beira da extinção, 317

Um contra-ataque para cada defesa, 320

PARTE V COMUNIDADES

CAPÍTULO 18 Estrutura das Comunidades, 328

Uma comunidade biológica é uma associação de populações interagindo, 330

As medidas da estrutura da comunidade incluem o número de espécies e de níveis tróficos, 335

As relações de alimentação organizam as comunidades em teias alimentares, 336

A estrutura da teia alimentar influencia a estabilidade das comunidades, 339

As comunidades podem alternar entre estados estáveis diferentes, 341

Os níveis tróficos são influenciados de cima pela predação e de baixo pela produção, 342

ECÓLOGOS EM CAMPO

A diversidade de espécies ajuda as comunidades a retornar de perturbações?, 340

Imitando os efeitos do arraste do gelo sobre a costa rochosa do Maine, 342

Uma cascata trófica indo de peixes para flores, 344

CAPÍTULO 19 Sucessão Ecológica e Desenvolvimento da Comunidade, 349

O conceito de sere inclui todos os estágios da mudança sucessional, 351

A sucessão acontece à medida que os colonizadores alteram as condições ambientais, 356

A sucessão se torna autolimitadora quando se aproxima do clímax, 360

ECÓLOGOS EM CAMPO

O tamanho da clareira influencia a sucessão em substratos duros marinhos, 354

As histórias de vida das plantas influenciam a sucessão de campos abandonados, 357

CAPÍTULO 20 Biodiversidade, 366

A variação na abundância relativa das espécies influencia os conceitos de biodiversidade, 368

O número de espécies aumenta com a área amostrada, 369

Os padrões de macroescala da diversidade refletem a latitude, a heterogeneidade ambiental e a produtividade, 370

A diversidade tem componentes regionais e locais, 374

A diversidade pode ser compreendida em termos de relações de nicho, 377

As teorias de equilíbrio de diversidade equilibram os fatores que adicionam e que removem espécies, 379

As explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nos trópicos se focalizam na dinâmica da floresta, 382

ECÓLOGOS EM CAMPO

A triagem de espécies em comunidades de alagados de plantas, 376

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 5

Quantificando a Biodiversidade, 387

CAPÍTULO 21 História, Biogeografia e Biodiversidade, 391

A vida tem se desenrolado por milhões de anos do tempo geológico, 394

A deriva continental influencia a geografia da evolução, 395

As regiões biogeográficas refletem o isolamento evolutivo de longo prazo, 396

A mudança do clima influencia as distribuições de organismos, 397

Organismos em ambientes semelhantes tendem a convergir em forma e função, 400

Espécies intimamente aparentadas apresentam tanto convergência quanto divergência nas distribuições ecológicas, 401

A riqueza de espécies em ambientes semelhantes normalmente falha em convergir entre regiões diferentes, 403

Os processos em grandes escalas geográficas e temporais influenciam a biodiversidade, 405

ECÓLOGOS EM CAMPO

Por que há tantas mais espécies de árvores temperadas na Ásia?, 404

PARTE VI ECOSSISTEMAS

CAPÍTULO 22 Energia no Ecossistema, 412

O funcionamento do ecossistema obedece aos princípios da termodinâmica, 413

A produção primária proporciona energia ao ecossistema, 415

Muitos fatores influenciam a produção primária, 417

A produção primária varia entre os ecossistemas, 420
Somente 5%–20% da energia assimilada passa entre os níveis tróficos, 422
A energia se move através dos ecossistemas em diferentes velocidades, 424
A energética do ecossistema resume o movimento da energia, 424

CAPÍTULO 23 Caminhos dos Elementos nos Ecossistemas, 428

As transformações de energia e a ciclagem dos elementos estão intimamente conectadas, 429
Os ecossistemas podem ser modelados como uma série de compartimentos conectados, 430
A água proporciona um modelo físico de ciclagem de elementos nos ecossistemas, 431
O ciclo do carbono está intimamente ligado ao fluxo de energia através da biosfera, 432
O nitrogênio assume muitos estados de oxidação em seu ciclo através dos ecossistemas, 436

MUDANÇA GLOBAL

As concentrações crescentes de dióxido de carbono e a produtividade nos campos, 438

ECÓLOGOS EM CAMPO

O que causou o rápido declínio no CO_2 atmosférico durante o Devoniano?, 436
O destino do nitrato do solo numa floresta temperada, 440
O ciclo do fósforo é quimicamente descomplicado, 441
O enxofre existe em muitas formas oxidadas e reduzidas, 442
Os micro-organismos assumem diversos papéis nos ciclos dos elementos, 445

CAPÍTULO 24 A Regeneração de Nutrientes em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos, 448

A intemperização torna os nutrientes disponíveis nos ecossistemas terrestres, 450
A regeneração de nutrientes nos ecossistemas terrestres ocorre no solo, 451
As associações micorrizais de fungos e raízes de plantas promovem a assimilação de nutrientes, 452
A regeneração de nutrientes pode seguir muitas vias, 453
O clima afeta as vias e as taxas de regeneração de nutrientes, 455
Nos ecossistemas aquáticos os nutrientes são regenerados lentamente nas águas profundas e nos sedimentos, 458
A estratificação retarda a circulação dos nutrientes nos ecossistemas aquáticos, 460
A depleção do oxigênio facilita a regeneração de nutrientes em águas profundas, 460
A entrada de nutrientes controla a produção na água doce e nos ecossistemas marinhos de água rasa, 461
Os nutrientes limitam a produção dos oceanos, 464

ECÓLOGOS EM CAMPO

O aquecimento global vai acelerar a decomposição de matéria orgânica nos solos das florestas boreais?, 457
O ferro limita a produtividade marinha?, 466

PARTE VII APLICAÇÕES ECOLÓGICAS

CAPÍTULO 25 Ecologia da Paisagem, 469

Os mosaicos de paisagem refletem tanto as influências naturais quanto as humanas, 470
Os mosaicos da paisagem podem ser quantificados usando-se sensoriamento remoto, GPS e GIS, 472
A fragmentação de *habitat* pode afetar a abundância e a riqueza de espécies, 475

Os corredores de *habitat* e os pontos de passagem podem compensar os efeitos da fragmentação de *habitat*, 477
A ecologia de paisagem explicitamente considera a qualidade da matriz entre os fragmentos de *habitat*, 478
Espécies diferentes percebem a paisagem em diferentes escalas, 480
Os organismos dependem de diferentes escalas de paisagem para diferentes atividades e em diferentes estágios da história de vida, 481

ECÓLOGOS EM CAMPO

Quantificando as diferenças de *habitat* das borboletas da Suíça, 475

CAPÍTULO 26 Biodiversidade, Extinção e Conservação, 484

A diversidade biológica tem muitos componentes, 486
O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas, 488
A extinção é natural, mas a sua taxa atual não é, 491

As atividades humanas aceleraram a taxa de extinção, 492
Os projetos de reservas para espécies individuais devem garantir uma população autossustentável, 499
Algumas espécies criticamente ameaçadas têm sido recuperadas da beira da extinção, 502

ECÓLOGOS EM CAMPO
Identificando os *hotspots* da biodiversidade para a conservação, 487

CAPÍTULO 27 Desenvolvimento Econômico e Ecologia Global, 506
Os processos ecológicos guardam a chave da política ambiental, 508
As atividades humanas ameaçam os processos ecológicos locais, 509
As toxinas impõem riscos ambientais locais e globais, 514
A poluição atmosférica ameaça o ambiente numa escala global, 517
A ecologia humana é o último desafio, 519

ECÓLOGOS EM CAMPO
Avaliando a capacidade de suporte da Terra para a espécie humana, 519

Glossário, 523

Índice Alfabético, 535

PREFÁCIO

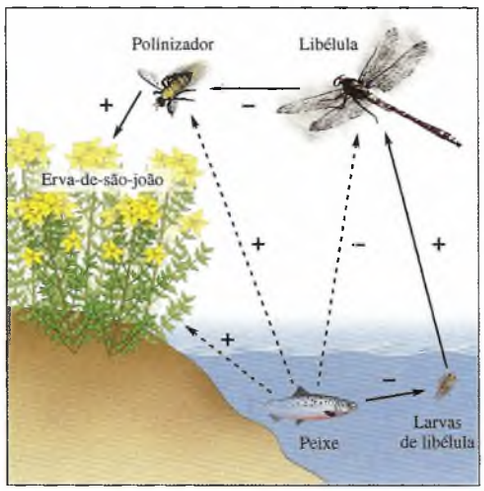
A Visão Persistente

Desde o lançamento da primeira edição de *A Economia da Natureza*, em 1976, o texto manteve uma visão consistente de ensinar Ecologia baseado em três diretrizes:

- **Primeira, uma sólida base em história natural**. Quanto mais soubermos sobre *habitats* e seus organismos, melhor poderemos compreender como os processos ecológicos e evolutivos moldaram o mundo natural.
- **Segunda, uma apreciação do organismo como a unidade fundamental da Ecologia.** A estrutura e a dinâmica das populações, comunidades e ecossistemas expressam as atividades e interações dos organismos nelas contidos.
- **Terceira, a posição central do pensamento evolutivo no estudo da ecologia**. As qualidades de todos os sistemas ecológicos expressam as adaptações evolutivas de suas espécies componentes.

Os leitores familiarizados com a 5ª edição deste livro encontrarão a mesma ênfase na ecologia de campo nesta edição. A maioria dos capítulos contém um ou mais ensaios **Ecólogos em Campo** mostrando a importância da pesquisa de ecólogos trabalhando em diversos sistemas e problemas enfocados nas observações de campo, experimentação e pesquisa de laboratório. Esses ensaios realçam para o estudante a importância da Ecologia como uma ciência viva.

Os estudantes terão também a oportunidade de analisar por si mesmos conjuntos de dados nos **Módulos de Análise de Dados** fornecidos ao fim de vários capítulos e no Sítio de Apoio na Rede (totalmente em inglês) www.whfreeman.com/ricklefs6e. Esses módulos apresentam aos estudantes a importância da análise de dados para interpretar os padrões do mundo natural, assim como os resultados das manipulações experimentais, proporcionando ao mesmo tempo apoio para abordar os procedimentos estatísticos básicos.

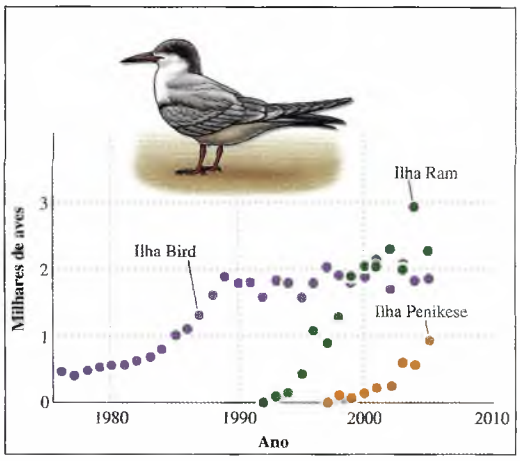


Os peixes têm efeitos indiretos sobre as populações de diversas espécies dentro e no entorno dos pequenos lagos. As setas sólidas representam efeitos diretos, e as tracejadas, indiretos; a natureza do efeito é indicada por um + ou −. Os peixes têm efeitos indiretos, através de uma cascata trófica, sobre diversas espécies terrestres: libélulas adultas (−), polinizadores (+) e plantas (+). Segundo T. M. Knight et al., *Nature* 437:880–883 (2005).

Novo nesta Edição

A revisão deste livro foi guiada por três metas sobrepostas:

- **Aplicar os *insights* da ecologia para compreender o impacto das atividades humanas sobre o ambiente**. Como continuamos a alterar as circunvizinhanças, nossos efeitos sobre as populações e os ecossistemas dependerão de respostas específicas dos indivíduos vegetais, animais e micro-organismos às mudanças em seus ambientes.
- **Enfatizar mais profundamente os princípios da evolução como uma base da ecologia, com repercussões que se estendem até mesmo na gestão da mudança global**. Por exemplo, a taxa de especiação influencia os padrões de macroescala da riqueza de espécies na superfície da Terra, e compreender a dinâmica desse processo proporciona diretrizes para a preservação da biodiversidade.
- **Mostrar como as abordagens modernas ao estudo da ecologia estão revelando as estruturas e as funções ecológicas.** Por exemplo, a disponibilidade crescente de uma ampla variedade de marcadores da variação genética agora permite aos ecólogos levar em consideração a história dos movimentos de indivíduos e as mudanças no tamanho das populações ao longo do tempo ao analisarem as estruturas populacionais.



As populações de trinta-réis-boreal estão limitadas pelo espaço para aninhamento. As populações de trinta-réis-boreal (*Sterna hirundo*) em diversas ilhas na Baía de Buzzards, Massachusetts, cresceram rapidamente e então se estabilizaram, à medida que os lugares adequados de aninhamento se tornaram ocupados. Dados de cortesia de Ian C. T. Nisbet.

O que é Novo...

Cobertura consolidada da evolução. O novo Capítulo 6, reescrito, apresenta os princípios evolutivos darwinianos, incluindo a seleção natural, as adaptações como um processo e tópicos relevantes da genética populacional. O capítulo proporciona uma discussão mais focalizada da evolução ao juntar tópicos anteriormente separados em diversos capítulos. De forma complementar, no fim da seção sobre populações, o Capítulo 13 sumariza avanços recentes no uso de marcadores genéticos para estudar os processos populacionais, incluindo a estimativa do tamanho efetivo das populações, os efeitos do ajustamento do endocruzamento em pequenas populações e as mudanças históricas no tamanho da população. Essas ferramentas genéticas tiveram contribuições significativas à conservação e à gestão das populações selvagens.

Maior Ênfase na Mudança Global. Cinco grupos de duas páginas de extensão, todas – à exceção da primeira – escritas por Rick Relyea, da Universidade de Pittsburgh, exploram a "mudança global" como um princípio ecológico importante:

- O Dióxido de Carbono e o Aquecimento Global (Capítulo 3, p. 46)
- O Aquecimento Global e o Tempo de Floração (Capítulo 7, p. 130)
- Temperaturas em Mudança nos Oceanos e o Deslocamento de Distribuições de Peixes (Capítulo 10, p. 182)
- Espécies de Plantas Invasoras e o Papel dos Herbívoros (Capítulo 17, p. 322)
- As concentrações crescentes de dióxido de carbono e a produtividade nos campos (Capítulo 23, p. 438)

Ao considerar a extensão dos impactos humanos sobre os ecossistemas nesses quadros e em outras partes dos capítulos, os estudantes obterão um conhecimento das relações entre os humanos e o ambiente. Além disso, aprenderão sobre abordagens potenciais para prevenir crises ecológicas futuras, tais como o aquecimento climático, redução da produção de plantações e extinções de espécies.

Novo Capítulo Sobre Ecologia da Paisagem. Para atender a um interesse crescente em ecologia da paisagem, o Capítulo 25, escrito por Rick Relyea, da Universidade de Pittsburgh, apresenta uma síntese moderna da ecologia de macroescala, incluindo as influências humanas sobre as paisagens e as formas pelas quais a estrutura da paisagem afeta indivíduos, populações e comunidades. O capítulo enfoca o modo como a escala da heterogeneidade espacial do ambiente se conforma à escala do comportamento do organismo, incluindo a atividade de forrageamento e dispersão entre fragmentos adequados de *habitat*, uma chave para compreender a complexidade ecológica.

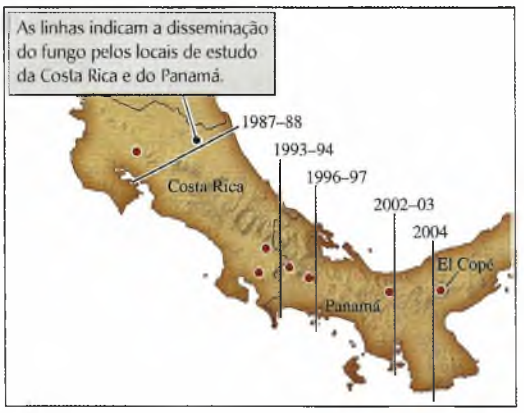
Nova Organização. A cobertura de ecologia de ecossistemas foi transferida para se seguir à ecologia de comunidade, fazendo a sequência do livro se alinhar à ordem pela qual a ecologia é ensinada na maioria dos cursos. Assim, *A Economia da Natureza* agora segue um esquema de organização hierárquico que se conforma sequencialmente com crescentes níveis de complexidade ecológica, dos organismos para as populações, comunidades e ecossistemas.

Conexões Claras Entre as Adaptações e o Ambiente Físico. Para ajudar os estudantes a fazer uma conexão mais significativa entre o ambiente físico e as adaptações de um organismo a ele, os Capítulos 2 e 3 foram reescritos em um capítulo sobre água (Capítulo 2) e em um capítulo sobre energia (Capítulo 3). Água e energia, incluindo o calor, são dois dos mais importantes determinantes da função ecológica, e estão se tornando progressivamente essenciais para o estudo da ecologia à medida que as emissões de dióxido de carbono e outros gases de estufa fazem nosso clima se aquecer numa taxa nunca antes experimentada na história da Terra.

Novos Exemplos Aquáticos. São introduzidos avanços significativos da pesquisa aquática por todo o livro, como os ensaios Ecólogos em Campo, e em outras partes dos capítulos, proporcionando um tratamento mais equilibrado entre os exemplos terrestres e aquáticos. *A Economia da Natureza* sempre proporcionou aos estudantes uma visão ampla da diversidade de organismos e sistemas naturais, e essa tradição é expandida na sexta edição. Rick Relyea, um ecólogo aquático da Universidade de Pittsburgh, proporcionou diversos desses novos exemplos:

- Os efeitos da pesca na troca de sexo (Capítulo 8, p. 149)
- Os fungos quitrídios e o declínio global dos anfíbios (Capítulo 15, p. 281)
- A competição aparente entre corais e algas mediada pelos micróbios (Capítulo 16, p. 304)
- Imitando os efeitos do arraste do gelo sobre a costa rochosa do Maine (Capítulo 18, p. 342)
- Uma cascata trófica indo de peixes para flores (Capítulo 18, p. 344)

Cobertura Atualizada. A nova edição incorpora desenvolvimentos recentes na ecologia, tanto técnicos quanto conceituais, incluindo a aplicação de isótopos estáveis e filogenética, desenvolvimentos recentes na macroecologia, teoria neutra, invasão biológica e processos globais ligados às atividades humanas. Entre os novos tópicos incluídos nesta edição, citam-se:



Uma onda de infecção do fungo quitrídio se espalhou do noroeste até o sul pela Costa Rica e Panamá de 1987 a 2004. Os pontos vermelhos indicam locais amostrados para anfíbios infectados. De K. Lips, et al., *Proc Natl. Acad. Sci. USA* 103:3165-3170 (2006).

- Modelagem de nicho ecológico (Capítulo 10, p. 181)
- Correlação macroecológica entre abundância e distribuição geográfica; correlação inversa entre tamanho de população e tamanho corporal (Capítulo 10, p. 192)
- Uso de marcadores genéticos para estudar os processos populacionais (Capítulo 13, p. 240)
- Dinâmica patógeno–hospedeiro (Capítulo 15, p. 280)
- Competição aparente (Capítulo 16, p. 303)
- Estados estáveis alternativos da comunidade (Capítulo 18, p. 341)
- Novas medidas da abundância relativa e novos índices de diversidade beta (Capítulo 20, p. 368)
- Discussão estendida do modelo neutro de Hubbell (Capítulo 20, p. 385)
- Influência das relações filogenéticas na estrutura da comunidade (Capítulo 21, p. 400)
- Usando árvores filogenéticas para testar hipóteses que explicam a alta diversidade de espécies nos trópicos (Capítulo 21, p. 406)
- Registro fóssil da diversidade: estudos de morfotipos de pólen e montagem de fósseis de mamíferos (Capítulo 21, p. 407)
- Estequiometria e balanço de nutrientes (Capítulo 22, p. 423)
- Usando isótopos para rastrear o destino de nitratos na água da chuva (Capítulo 23, p. 440)
- Mapeamento de macroescala de *habitats* usando satélites e GIS (Capítulo 25, p. 472)
- Doenças emergentes e seus efeitos nas taxas de extinção (Capítulo 26, p. 498)
- Usando a análise de viabilidade populacional (PVA) para prever a probabilidade de que uma população impedirá sua extinção (Capítulo 26, p. 502)

Novas Questões de Revisão de Fim de Capítulo. Cada capítulo agora inclui de 8 a 10 questões que ajudarão os estudantes a rever o material mais importante apresentado no capítulo.

Recursos para o Estudante (totalmente em inglês)

O Sítio de Apoio na Rede (www.whfreeman.com/ricklefs6e) proporciona um lugar para que os estudantes possam intensificar, testar e expandir seu conhecimento sobre o material. Os seguintes recursos estão disponíveis na rede para os estudantes:

- **Simulações de Gráficos ao Vivo** (*living graphs*) são tutoriais interativos que permitem aos estudantes praticar a manipulação de variáveis num gráfico e a dominar conceitos quantitativos importantes, como o crescimento exponencial, as interações predador–presa de Lotka–Volterra, crescimento logístico e o princípio de Hardy–Weinberg. As Simulações de Gráficos ao Vivo ajudam os estudantes a refinar suas análises de dados e suas habilidades em interpretação de dados. Ver p. xvii para uma lista completa das Simulações de Gráficos ao Vivo.

- **Módulos de Análise de Dados** (*data analysis*) proporcionam exercícios baseados em questões para ajudar os estudantes a aprender importantes tópicos quantitativos num modo passo a passo no contexto de um experimento real. Cinco Módulos de Análise de Dados estão incluídos no texto, enquanto sete módulos adicionais foram carregados no Sítio de Apoio na Rede. As **bases de dados** para todos os 12 módulos estão disponíveis aos instrutores na rede em planilhas Excel para uso pelos estudantes. Ver p. xviii para uma lista completa de Módulos de Análise de Dados.

• **Os Ícones Mais na Rede** (*more on the web*) são encontrados por todo o livro para indicar tópicos suplementares agora discutidos no Sítio de Apoio na Rede que reforçará os apresentados no livro. Esses tópicos incluem plasticidade fenotípica e mecanismos contrastantes de crescimento em animais e plantas; hermafroditismo sequencial; origem da escolha da fêmea; e determinação ambiental de sexo. Ver p. xviii para uma lista completa de tópicos Mais na Rede.

• **Testes Online** (*online quizzes*) permitem aos estudantes rever os testes disponíveis para cada capítulo. Os estudantes obtêm avaliação imediata de seus progressos, podendo fazer os testes mais de uma vez para praticar.

Recursos para o Instrutor

(Disponíveis apenas na edição em inglês pela W. H. Freeman and Company)

Os seguintes recursos estão disponíveis tanto para o acesso do Instrutor diretamente no **Sítio de Apoio na Rede** (1-4292-3547-0) quanto no **CD-ROM de Recursos para o Instrutor** (1-4292-3549-7):

• **JPEG completamente otimizadas** de todas as ilustrações, fotografias e tabelas contidas no livro são oferecidas em versões legendadas e não legendadas. O tamanho do tipo, a configuração e a saturação de cor de cada imagem foram particularmente tratados para máxima clareza e visibilidade.

• **Conjunto de Imagens e PowerPoint** incluem JPEG completamente otimizadas de todas as ilustrações, fotografias e tabelas apresentadas no livro.

• Um **Banco de Testes** provê o Instrutor com questões (e respostas anexas) elaboradas para cada capítulo. Desenvolvido por Thomas Wentworth, da Universidade Estadual da Carolina do Norte, as questões que encerram testam o conhecimento, a compreensão, a aplicação e a análise, e vêm sob a forma de múltipla escolha, preenchimento de lacunas e discursiva. Entre as questões discursivas, encontram-se pelo menos cinco aplicações inter-relacionadas e questões de análise baseadas em histórias de casos retirados de experimentos reais ou situações hipotéticas.

• As **Simulações de Gráficos ao Vivo** podem ser usadas em aula para rever tópicos importantes de modo interativo, o que intimida menos os alunos.

• **Bases de Dados** para cada Módulo de Análise de Dados do livro e no Sítio de Apoio na Rede estão disponíveis para uso pelos estudantes.

Os seguintes recursos estão disponíveis também para os instrutores:

• **Transparências Sobrepostas**. Disponíveis sob demanda, o conjunto de transparências contém mais de 200 figuras do livro, formatadas para máxima visibilidade em grandes salas de apresentações (1-4292-3676-0).

• **WebCT/Quadro-negro**. Cartuchos para descarregar estão disponíveis para os Instrutores usando WebCT ou Quadro-negro. Os cartuchos incluem o conjunto completo de recursos de Instrutores e alunos do Sítio de Apoio na Rede (1-4292-3548-9).

Recursos de Apoio na Rede (totalmente em inglês)

Diversos tópicos de Simulações de Gráficos ao Vivo, Módulos de Análise de Dados e Mais na Rede estão disponíveis para instrutores e alunos no **Sítio de Apoio na Rede** (www.whfreeman.com/ricklefs6e), além dos testes práticos e auxílios ao estudo. Os números das páginas indicam a localização, no texto, do ícone que se refere ao módulo, à simulação ou ao tópico.

Simulações de Gráficos ao Vivo

Capítulo 11 Crescimento Populacional e Regulação
Crescimento Geométrico e Exponencial, 200
Análise de Tábua de Vida, 209
A Equação Logística, 211

Capítulo 13 Genética Populacional
A Equação de Hardy–Weinberg, 244

Capítulo 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso
O Modelo Predador–Presa de Lotka–Volterra, 278

Capítulo 16 A Competição
Competição e Coexistência, 297

Capítulo 20 Biodiversidade
Biogeografia de Ilhas, 380

Módulos de Análise de Dados

Módulos de Análise de Dados disponíveis no texto

Capítulo 7 As Histórias de Vida e o Ajustamento Evolutivo
Forrageamento Espacialmente Particionado por Aves Oceânicas, 135

Capítulo 11 Crescimento Populacional e Regulação
As Taxas de Natalidade e Mortalidade Influenciam a Estrutura Etária da População e a Taxa de Crescimento, 204

Capítulo 12 Dinâmica Temporal e Espacial das Populações
A Extinção Estocástica com Taxas de Crescimento Populacional Variáveis, 234

Capítulo 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso
Máxima Produtividade Sustentável: Aplicando Conceitos de Ecologia Básica ao Manejo dos Pesqueiros, 288

Capítulo 20 Biodiversidade
Quantificando a Biodiversidade, 387

Módulos de Análise de Dados disponíveis no Sítio de Apoio na Rede

Capítulo 10 A Distribuição e a Estrutura Espacial das Populações
Classificando uma Distribuição de Indivíduos com Base numa Dispersão Não Aleatória, 186

Capítulo 12 Dinâmica Temporal e Espacial das Populações
Rastreando a Variação Ambiental, 225

Capítulo 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso
Modelos de Estimulação de Interações Predador–Presa, 279

Capítulo 16 A Competição
Assimetria na Competição, 299

Capítulo 22 Energia no Ecossistema
Medindo a Produtividade do Ecossistema: Usando o Oxigênio Dissolvido para Estimar o Metabolismo das Águas Correntes, 417

Capítulo 24 A Regeneração de Nutrientes em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos
As Populações de Consumidores e Fluxo de Energia: Estimando a Produção Secundária, 466

Capítulo 25 Ecologia da Paisagem
Ecologia de Paisagem: A Abundância e a Distribuição da Coruja-pintada do Norte em Fragmentos de *Habitat*, 477

Ícones Mais na Rede

Capítulo 5 O Conceito de Biomas na Ecologia
Os Biomas e as Formas dos Animais, 82
Caracterizando o Clima, 82

Capítulo 6 Evolução e Adaptação
Taxas de Evolução em Populações, 109
A Seleção de Atributos que Apresentam Variação Contínua, 109
Modelando a Seleção Contra o Gene Recessivo Deletério, 109
Ecótipos e Normas de Reação, 115
A Plasticidade Fenotípica e os Mecanismos Contrastantes de Crescimento e Reprodução em Animais e Plantas, 115
Taxa de Resposta Fenotípica, 115

Capítulo 7 As Histórias de Vida e o Ajustamento Evolutivo
Limites Metabólicos, 120
A Alometria e as Consequências do Tamanho Corporal para as Histórias de Vida, 121
Histórias de Vida de Plantas Anuais e Perenes, 123
Suprimentos de Alimento Variáveis e Forrageamento Sensível ao Risco, 136

Capítulo 8 Sexo e Evolução
Hermafroditismo Sequencial, 149
Determinação Ambiental do Sexo, 149
A Condição Feminina e a Razão Sexual dos Filhotes, 150
Estratégias Alternativas Reprodutivas do Macho, 154
A Origem da Escolha da Fêmea, 156

Capítulo 9 Família, Sociedade e Evolução
O Comportamento Antagonista Ritualizado Reduz a Incidência de Luta, 163
Os Grupos Sociais como Centros de Informação, 163
Chamadas de Alerta como Comportamentos Altruístas, 167
O Jogo do Altruísmo Recíproco, 170

Capítulo 11 Crescimento Populacional e Regulação
Dependência de Densidade em Culturas de Laboratório das Pulgas-de-água, 213

Capítulo 14 As Interações Entre as Espécies
Dispersão de Sementes, 266
Polinização, 266

Capítulo 15 A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso
A Dinâmica Predador–Presa numa Metapopulação da Mariposa-cinabre, 286
Os Sistemas de Consumidor de Três Níveis, 286

Capítulo 17 A Evolução das Interações das Espécies
Inferindo a História Filogenética, 321

Capítulo 20 Biodiversidade
A Distribuição Lognormal, 369

Agradecimentos

Quero agradecer particularmente as contribuições de duas pessoas com as quais trabalhei mais estreitamente neste livro: Jerry Correa, Editor de Aquisições, e Susan Moran, Editora Sênior de Desenvolvimento. Jerry proporcionou a direção geral da nova edição, sempre

dando apoio e encorajamento, enquanto Susan trabalhou comigo para aprimorar a organização, a escrita e as ilustrações.

Foi admirável a proficiência e o profissionalismo de Georgia Lee Hadler, Editora Sênior de Projeto; Norma Sims Roche, Editora de Redação; Julia DeRosa, Gerente Sênior de Produção; Victoria Tomaselli, Projetista Sênior; Cecilia Varas, Editora de Fotografia; Julie Tesser, Pesquisadora de Fotografia; Susan Timmons, Coordenadora de Ilustrações; e Daniel Gonzalez, Editor de Mídia e Suplementos; Debbie Clare, com elogiável competência, conduziu o *marketing* do livro.

Sou grato em particular a Matt Whiles, da Universidade do Sul de Illinois, em Carbondale, que usou a sua própria experiência como professor para criar a maioria dos Módulos de Análise de Dados. Jeff Ciprione e, especialmente, Elaine Palucki acompanharam os módulos, através do processo de produção, com entusiasmo e inteligência, tornando essa tarefa agradável e divertida. Também sou grato a Rick Relyea, da Universidade de Pittsburgh, pelo enriquecimento do texto com suas contribuições ao capítulo da Ecologia da Paisagem e a muitos ensaios de Mudança Global e Ecólogos em Campo.

De especial importância para mim foram os muitos colegas que leram o manuscrito e contribuíram com seus comentários e sugestões úteis:

Jonathan M. Adams, Rutgers University
Loreen Allphin, Brigham Young University
Anthony H. Bledsoe, University of Pittsburgh
Chad E. Brassil, University of Nebraska
Robert S. Capers, Oklahoma State University
Walter P. Carson, University of Pittsburgh
Lisa M. Castle, Glenville State College
Samantha Chapman, Villanova University
Patricia Clark, Indiana University–Purdue University, Indianapolis
Kenneth Ede, Oklahoma State University–Tulsa
Llody Fitzpatrick, University of North Texas
Jason Fridley, Syracuse University
Jack Grubaugh, University of Memphis
Stephen J. Hecnar, Lakehead University
Tara Jo Holmberg, Northwestern Connecticut Community College
Claus Holzapfel, Rutgers University
Thomas R. Horton, SUNY College of Environmental Science and Forestry
R. Stephen Howard, Middle Tennessee State University
Anthony Ippolito, DePaul University
Thomas W. Jurik, Iowa State University
Jamie Kneitel, California State University, Sacramento
John L. Koprowski, University of Arizona
Dr. Mary E. Lehman, Longwood University
Patrick Mathews, Friends University
Dean G. McCurdy, Albion College
Rob McGregor, Institute of Urban Ecology, Douglas College
Bill McMillan, Malaspina University–College
Randall J. Mitchell, University of Akron
L. Maynard Moe, California State University, Bakersfield
Patrick L. Osborne, University of Missouri–St. Louis
Diane Post, University of Texas–Permian Basin
Mark Pyron, Ball State University
Rick Relyea, University of Pittsburgh
John P. Roche, Boston College
Steven J. Rothenberger, University of Nebraska–Kearney
Ted Schuur, University of Florida
Erik P. Scully, Towson University
William R. Teska, Pacific Lutheran University
Diana F. Tomback, University of Colorado–Denver
William Tonn, University of Alberta
Joseph von Fischer, Colorado State University
Diane Wagner, University of Alaska
William E. Walton, University of California–Riverside
Xianzhong Wang, Indiana University–Purdue University, Indianapolis
Thomas Wentworth, North Carolina State University
Bradley M. Wetherbee, University of Rhode Island
Susan K. Willson, St. Lawrence University
Mosheh Wolf, University of Illinois at Chicago
John A. Yunger, Governors State University

As pessoas a seguir proporcionaram conhecimentos especialistas valiosos e ajudaram o desenvolvimento dos Módulos de Análise de Dados criados por Matt Whiles: Walter K. Dodds, Kansas State University; James E. Garvey, Southern Illinois University Carbondale; Alexander D. Huryn, University of Alabama; Clayton K. Nielson, Southern Illinois University Carbondale; John D. Reeve, Southern Illinois University Carbondale; e Eric Schauber, Southern Illinois University Carbondale.

Muitos agradecimentos também aos leitores que revisaram os Módulos de Análise de Dados: Patricia Clark, Indiana University – Purdue University, Indianapolis; Robert Colwell, University of Connecticut; Theodore Fleming, University of Miami; Michael Ganger, Massachusetts College of Liberal Arts; Zachary Jones, Colorado College; Aaron King, University of Michigan; Timothy McCay, Colgate University; George Robinson, University at Albany-SUNY; John P. Roche, Boston College; Joseph von Fischer, Colorado State University; I. Michael Weis, University of Windsor; Thomas Wentworth, North Carolina State University; Peter White, University of North Carolina at Chapel Hill.

CAPÍTULO 1

Introdução

No seu livro *Uncommon Ground*, William Cronon desafia duas percepções comuns da Natureza* e das relações da espécie humana com ela. A primeira é a ideia de que a Natureza tende em direção a um equilíbrio autorrestaurador quando deixada por si só, uma noção denominada "o equilíbrio da Natureza". A segunda é a ideia de que, na ausência de interferência humana, a Natureza existe num estado prístino. Os estudos ecológicos apresentam evidências científicas tanto a favor quanto contra a ideia do equilíbrio na Natureza e mostram como os humanos influenciam os sistemas ecológicos. Contudo, Cronon vai além destas questões para abordar as bases culturais do modo como vemos nossa relação com a Natureza. Ele avança na ideia de que o movimento conservacionista e, até certo ponto, o campo científico da Ecologia consideram a Natureza prístina como um absoluto contra o qual não há o que questionar. A intocada Floresta Pluvial Amazônica, por exemplo, é comparada por muitos ao Jardim do Éden antes de Adão e Eva, que incorpora o inteiramente bom e também as tentações do inteiramente mau. Cronon sugere que, nas mentes de algumas pessoas, a extinção de espécies traz à tona um medo profundo de perder o paraíso ou ter que encarar a realidade do nosso mundo imperfeito.

Os estudos ecológicos pintam um quadro diferente. Eles mostram a grande variação na Natureza ao longo do tempo e demonstram que a penetrante influência das atividades humanas se estende até as mais remotas regiões da Terra.** Estas descobertas desafiam a noção de um ambiente prístino e equilibrado. O paraíso nunca existiu de fato, pelo menos não na experiência humana. Onde nós humanos nos ajustamos a um mundo menos do que perfeito é um julgamento que cada um de vocês deve fazer, guiado pelo seu próprio senso de

*N.T.: A palavra "Natureza" utilizada na tradução deste livro, no sentido dos sistemas que operam no planeta desde sua formação, virá com inicial maiúscula, para diferir do significado "...a natureza das coisas...".

**N.T.: Essa afirmação parece contrastar com outra mais adiante, onde o autor afirma que ainda há regiões na Terra, como as profundezas marinhas, amplamente desabitadas e desconhecidas pelos humanos, tais como as regiões polares, as estepes russas e as áreas de alta montanha.

valores e crenças morais. A despeito da nossa própria posição, será mais útil para você e para a espécie humana em geral se o seu julgamento estiver nutrido por um conhecimento científico de como os sistemas naturais funcionam e como os humanos funcionam como uma parte do mundo natural. O propósito do livro *A Economia da Natureza* é ajudar você a atingir essa compreensão.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os sistemas ecológicos podem ser tão pequenos quanto os organismos ou tão grandes quanto a biosfera
- Os ecólogos estudam a Natureza de várias perspectivas
- As plantas, os animais e os micro-organismos representam diferentes papéis nos sistemas ecológicos
- O *habitat* define o lugar de um organismo na Natureza; o nicho define o seu papel funcional
- Sistemas e processos ecológicos têm escalas características de tempo e espaço
- Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos básicos
- Os ecólogos estudam o mundo natural por observação e experimentação
- Os humanos são uma parte importante da biosfera
- Os impactos humanos no mundo natural têm se tornado crescentemente um foco da Ecologia

A palavra *ecologia* vem do grego *oikos*, significando "casa", e assim se refere à nossa circunvizinhança imediata, ou **ambiente**. Em 1870, o zoólogo alemão Ernst Haeckel deu à palavra um significado mais abrangente:

> Por ecologia, nós queremos dizer o corpo de conhecimento referente à economia da natureza — a investigação das relações totais dos animais tanto com o seu ambiente orgânico quanto com o seu ambiente inorgânico; incluindo, acima de tudo, suas relações amigáveis e não amigáveis com aqueles animais e plantas com os quais vêm direta ou indiretamente a entrar em contato — numa palavra, ecologia é o estudo de todas as inter-relações complexas denominadas por Darwin como as condições da luta pela existência.

Assim, **Ecologia** é a ciência através da qual estudamos como os organismos interagem entre si e com o mundo natural.

A palavra *ecologia* passou a ter uso geral somente no fim do século 19, quando os cientistas americanos e europeus começaram a se autodenominar ecólogos. As primeiras sociedades e periódicos dedicados à Ecologia apareceram nas primeiras décadas do século 20. Desde então, a Ecologia tem passado por um enorme crescimento e diversificação, e os ecólogos profissionais agora são em número de dezenas de milhares. A ciência da Ecologia produziu um imenso corpo de conhecimento acerca do mundo que nos rodeia. Ao mesmo tempo, o rápido crescimento da população humana e sua crescente tecnologia e materialismo grandemente aceleraram a mudança do ambiente terrestre, frequentemente com dramáticas consequências. Agora, mais do que nunca, precisamos compreender como os sistemas ecológicos funcionam se intencionamos desenvolver as melhores políticas para manejar as bacias hidrográficas, as terras cultivadas, os alagados e outras áreas — que são geralmente chamadas de sistemas de suporte ambiental — dos quais a humanidade depende para alimentação, suprimento de água, proteção contra catástrofes naturais e saúde pública. Os ecólogos proporcionam essa compreensão através de estudos de regulação populacional por predadores, da influência da fertilidade do solo no crescimento das plantas, das respostas evolutivas de micro-organismos aos contaminantes ambientais, da dispersão de organismos, incluindo os patogênicos, sobre a superfície da Terra, e de uma multiplicidade de questões semelhantes. O manejo de recursos bióticos numa forma que sustente uma razoável qualidade de vida humana depende do uso inteligente dos princípios ecológicos para resolver ou prevenir problemas ambientais, e para suprir o nosso pensamento e práticas econômicas, políticas e sociais.

Este capítulo iniciará você no caminho para o pensamento ecológico. Primeiramente, veremos o conhecimento e o pensamento ecológico de diferentes pontos de vista privilegiados — por exemplo, como níveis de complexidade, variedades de organismos, tipos de *habitat* e escalas de tempo e espaço. Veremos como os organismos, estruturas de organismos e conjuntos de organismos com seus ambientes se integram para formar **sistemas ecológicos** maiores, através da interação e interdependência regular de suas partes. Embora os sistemas ecológicos variem em escala de um único micróbio até toda a biosfera terrestre, todos obedecem a princípios semelhantes. Alguns dos mais importantes destes princípios se referem aos seus atributos físicos e químicos, à regulação de sua estrutura e função, e à mudança evolutiva. Aplicar estes princípios às questões ambientais pode nos ajudar a vencer o desafio de manter um ambiente de suporte para os sistemas naturais — e para nós mesmos — em face dos crescentes estresses ecológicos.

À medida que começamos esta jornada de pesquisa e exploração, devemos estar cientes de duas coisas. Primeiro, a Ecologia como uma ciência é diferente da Ciência Ambiental, da Ecologia Aplicada, da Biologia da Conservação e dos outros campos relacionados. Estas áreas usam uma compreensão ecológica (obtida através de investigação científica) para resolver problemas referentes ao ambiente e seus habitantes. Naturalmente, a ciência e as aplicações da ciência estão intimamente conectadas, e a informação flui entre elas de ida e volta. De fato, grande parte da ciência da Ecologia se desenvolveu através da pesquisa sobre questões práticas no manejo das pragas, conservação das espécies, restauração de *habitats* e outros semelhantes. Por todo este livro, veremos as conexões entre ciência e aplicação, entre a geração do conhecimento e o seu uso.

A segunda coisa se refere à natureza da ciência propriamente dita. A Ciência é um processo, não o conhecimento que gera.

Como veremos mais adiante neste capítulo, a investigação científica faz uso de diversas ferramentas para desenvolver uma compreensão dos trabalhos da Natureza. Esta compreensão não é nunca completa ou absoluta, mas constantemente muda à medida que os cientistas descobrem novas formas de pensar. Boa parte do nosso conhecimento acerca do mundo natural está bem estabelecida porque passou por muitos testes e se mostra consistente com grande conjunto de observações e com os resultados dos experimentos. A nossa compreensão de muitas questões, contudo, é incompleta e imperfeita. Por exemplo, os ecólogos ainda precisam chegar a um acordo sobre os fatores que determinam muitos padrões e processos, como os padrões globais de riqueza de espécies, como e onde a biosfera sequestra o dióxido de carbono, o papel de certos nutrientes minerais na produção marinha, e o papel dos predadores em controlar populações de presas e deslocar o caráter de comunidades naturais. Estas são áreas de pesquisa ativa nas quais os ecólogos estão explorando explicações alternativas para os fenômenos naturais.

Os sistemas ecológicos podem ser tão pequenos quanto os organismos ou tão grandes quanto a biosfera

Um sistema ecológico pode ser um organismo, uma população, um conjunto de populações vivendo juntos (frequentemente chamado de comunidade), um ecossistema ou toda a biosfera. Cada sistema ecológico menor é um subconjunto de um próximo maior, e assim os diferentes tipos de sistemas ecológicos formam uma hierarquia. Este arranjo é mostrado diagramaticamente na Fig. 1.1, que representa a ideia de que uma população é formada de muitos organismos individuais, uma comunidade compreende muitas populações que interagem, um ecossistema representa a conexão de muitas comunidades através de seus usos de energia e recursos nutricionais, e a biosfera compreende todos os ecossistemas da Terra.

O **organismo** é a unidade mais fundamental da Ecologia, o sistema ecológico elementar. Nenhuma unidade menor na bio-

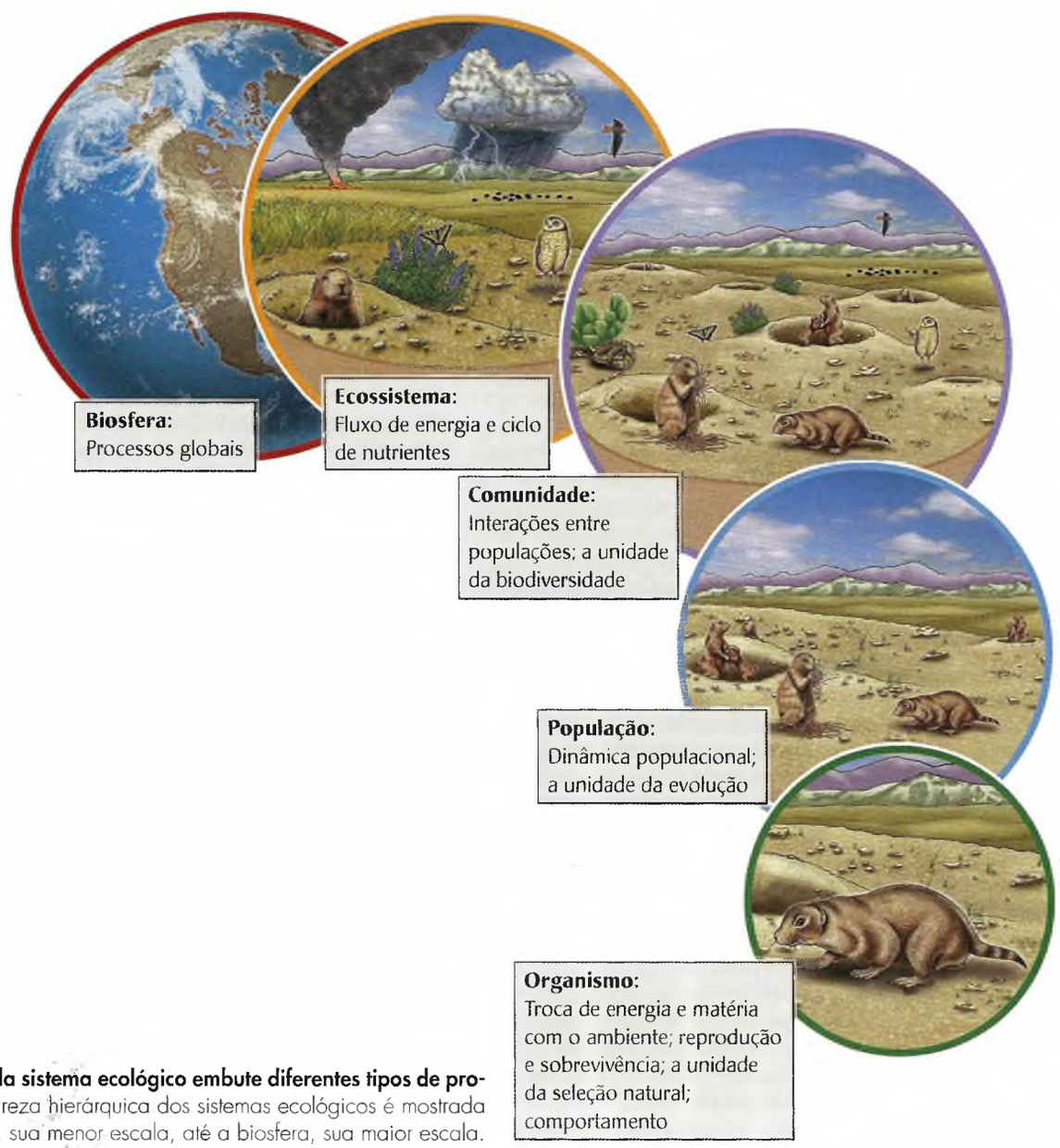


FIG. 1.1 Cada sistema ecológico embute diferentes tipos de processos. A natureza hierárquica dos sistemas ecológicos é mostrada do organismo, sua menor escala, até a biosfera, sua maior escala.

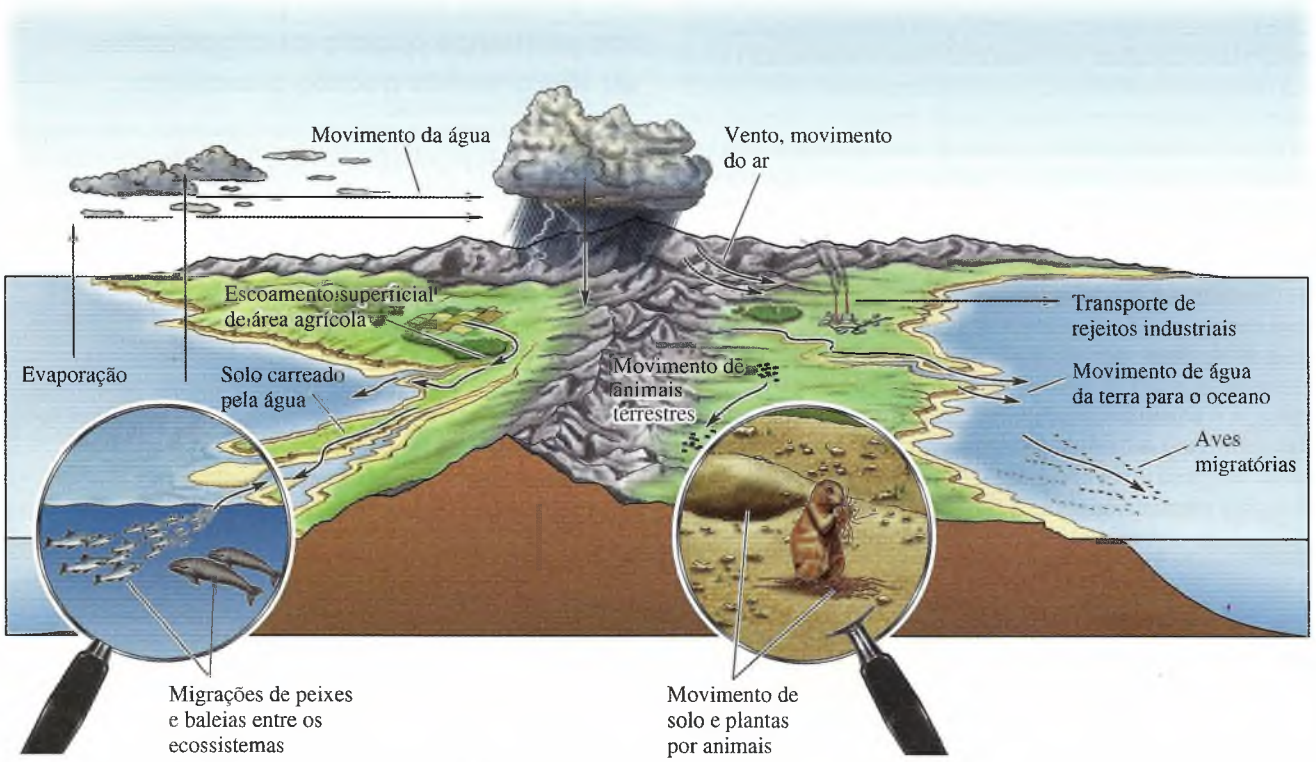


FIG. 1.2 Diferentes partes da biosfera estão interligadas pelo movimento do ar, da água e dos organismos.

logia, como o órgão, célula ou macromolécula, tem uma vida separada no ambiente. Cada organismo é limitado por uma membrana ou outra cobertura através da qual troca energia e matéria com seu ambiente. Esta fronteira separa os processos e estruturas "internas" do sistema ecológico — neste caso um organismo — dos recursos e condições "externas" do ambiente.

Ao longo de suas vidas, os organismos transformam energia e processam materiais. Para executar isto, os organismos devem adquirir energia e nutrientes dos seus arredores e se livrarem de produtos indesejados de rejeito. Ao fazer isso, modificam as condições do ambiente e os recursos disponíveis para outros organismos, e contribuem para os fluxos de energia e o ciclo de elementos químicos no mundo natural. Os conjuntos de organismos com seus ambientes físicos e químicos formam um **ecossistema**. Os ecossistemas são sistemas ecológicos complexos e grandes, às vezes incluindo muitos milhares de diferentes tipos de organismos, vivendo cada um numa grande variedade de meios. Uma ave saltando entre as folhas de uma árvore em busca de lagartas e uma bactéria decompondo o solo orgânico são, ambas, partes do mesmo ecossistema de floresta. Podemos falar de um ecossistema florestal, um ecossistema de savana e um ecossistema de estuário como unidades distintas, porque uma quantidade relativamente pequena de energia e substâncias é trocada entre estas unidades, em comparação com as incontáveis transformações que acontecem dentro de cada uma delas. Podemos pensar em um ecossistema como um organismo, que tem processos "internos" e troca com os arredores "externos". Assim, podemos tratar o organismo e o ecossistema como sistemas ecológicos.

Em última instância, todos os ecossistemas estão interligados juntos numa única **biosfera**, que inclui todos os ambientes e organismos da Terra. As partes distantes da biosfera são interligadas por meio de trocas de energia e nutrientes transportados por correntes de vento e água, e pelo movimento dos organismos. A água que flui de uma nascente até um estuário conecta os ecossistemas terrestre e aquático da bacia hidrográfica com os do reino marinho (Fig. 1.2). As migrações da baleia-cinzenta conectam os ecossistemas do Mar de Bering e do Golfo da Califórnia, porque as condições de alimentação do Mar de Bering influenciam o número de baleias migrando e o número de filhotes que produzem no Golfo da Califórnia. A população de baleias, por sua vez, influencia tanto os ecossistemas marinhos, pelo enorme consumo de invertebrados, quanto os sedimentos marinhos alterados em busca de presas. A energia e a matéria também se movem entre diferentes tipos de ecossistemas na biosfera, por exemplo, quando os ursos cinzentos capturam salmões migrando do oceano para suas áreas de reprodução nos rios e lagos. A biosfera é o sistema ecológico final. Externo à biosfera, você encontrará somente a luz do Sol viajando em direção à Terra e a escuridão fria do espaço. Exceto pela energia que chega do Sol e pelo calor perdido para as profundezas do espaço, todas as transformações da biosfera são internas. Temos toda a matéria que teremos sempre; nossos rejeitos não têm nenhum lugar para ir e devem ser reciclados no interior da biosfera.

Os conceitos de ecossistema e biosfera enfatizam a transformação da energia e a síntese e decomposição da matéria — os sistemas ecológicos como máquinas físicas e laboratórios químicos. Uma outra perspectiva realça as propriedades biológicas únicas dos sistemas ecológicos que são incorporados nas populações. Uma **população** consiste em muitos organismos do mesmo tipo vivendo juntos. As populações diferem dos organismos no sentido de que são potencialmente imortais, dado que seus tamanhos são mantidos através do tempo pelos nascimentos de novos indivíduos que substituem os que morrem. As populações também têm propriedades não exibidas pelos organismos indi-

viduais. Estas propriedades distintas incluem abrangências geográficas, densidades (número de indivíduos por unidade de área) e variações no tamanho ou composição (por exemplo, respostas evolutivas às mudanças ambientais e os ciclos periódicos dos seus tamanhos).

Muitas populações de diferentes tipos que vivem no mesmo lugar formam uma **comunidade** ecológica. As populações de uma comunidade interagem de várias formas. Por exemplo, muitas espécies são predadoras, que comem outras espécies de organismos; quase todas, elas próprias são presas também. Algumas, como as abelhas e as plantas cujas flores elas polinizam, e muitos micro-organismos que vivem junto com plantas e animais, entram em interações cooperativas das quais ambas as partes se beneficiam. Todas estas interações influenciam o número de indivíduos nas populações. Diferentes dos organismos, mas semelhantes aos ecossistemas, as comunidades não têm fronteiras rigidamente definidas; nenhum invólucro perceptível separa uma comunidade daquilo que a rodeia. A interconectividade dos sistemas ecológicos significa que as interações entre as populações se espalham através do globo à medida que os indivíduos e os materiais se movem entre os habitats e as regiões.

Os ecólogos estudam a Natureza de várias perspectivas

Cada nível na hierarquia dos sistemas ecológicos distingue-se por estruturas e processos únicos. Portanto, cada nível deu origem a uma abordagem diferente ao estudo da Ecologia. Naturalmente, todas as abordagens se intercruzam. Nestas áreas de sobreposição, os ecólogos podem apresentar diversas perspectivas ao estudo de problemas ecológicos específicos.

A **abordagem de organismo** na Ecologia enfatiza o modo pelo qual a forma, a fisiologia e o comportamento de um indivíduo o ajudam a sobreviver em seu ambiente. Esta abordagem também busca compreender por que cada tipo de organismo limita-se a alguns ambientes e não a outros, e por que organismos aparentados, vivendo em diferentes ambientes, têm características na aparência diferentes. Por exemplo, como veremos mais adiante, as plantas predominantes de ambientes quentes e úmidos são árvores, enquanto as regiões com invernos frios e úmidos e verões quentes e secos tipicamente sustentam arbustos, com folhas pequenas e duras.

Os ecólogos que usam a abordagem de organismo estão frequentemente interessados em estudar as adaptações destes. As adaptações são modificações de estrutura e função que melhor ajustam um organismo para viver em seu ambiente: função renal intensificada para conservar água em desertos; coloração críptica para evitar detecção por predadores; flores com formas e odor para atrair certos tipos de polinizadores. As adaptações são o resultado da mudança evolutiva pela seleção natural. Devido à evolução ocorrer através da substituição de um tipo de organismo geneticamente distinto por outro numa população, o estudo das adaptações representa uma área comum entre as abordagens de organismo e de população na Ecologia.

A **abordagem de população** se preocupa com os números de indivíduos, a razão sexual, os tamanhos relativos das classes etárias e a estrutura genética de uma população através do tempo. Juntos, estes aspectos constituem o estudo da dinâmica de população. As variações nos números refletem nascimentos e mortes numa população. Estes eventos podem ser influenciados por condições físicas do ambiente, como a temperatura e a disponibilidade de água. No processo da evolução, as mutações genéticas podem alterar as taxas de natalidade e mortalidade, novos tipos geneticamente distintos de indivíduos podem se tornar comuns numa população, e a composição genética global da população pode mudar. Organismos de outras espécies, que poderiam ser alimento, patógenos ou ainda predadores, também influenciam os nascimentos e as mortes de indivíduos numa população. Em alguns casos, as interações com outras espécies podem produzir oscilações dramáticas de tamanho ou variações menos previsíveis de população. As interações entre diferentes tipos de organismos são o ponto comum das abordagens de população e comunidade.

A **abordagem de comunidade** na Ecologia se preocupa em compreender a diversidade e as abundâncias relativas de tipos diferentes de organismos que vivem juntos. Ela se concentra nas interações entre as populações, que tanto promovem quanto limitam a coexistência de espécies. Estas interações incluem relações de alimentação, que são responsáveis pelo movimento de energia e matéria através do ecossistema, proporcionando uma conexão entre as abordagens de comunidade e de ecossistema. Os estudos de comunidade expandiram consideravelmente sua escala nos últimos anos para considerar a distribuição das espécies na superfície da Terra e a história da mudança na composição da comunidade — ou, mais genericamente, os padrões globais de biodiversidade.

A **abordagem de ecossistema** na Ecologia descreve os organismos e suas atividades em termos de "moedas" comuns, principalmente as quantidades de energia e vários elementos químicos essenciais à vida, como oxigênio, carbono, nitrogênio, fósforo e enxofre. O estudo de ecossistemas lida com o movimento de energia e matéria, e como estes movimentos são influenciados pelo clima e outros fatores físicos. O funcionamento do ecossistema reflete as atividades dos organismos, assim como das transformações físicas e químicas da energia e matéria no solo, na atmosfera e na água.

As plantas, algas e algumas bactérias transformam a energia do Sol em energia química armazenada de carboidratos por meio da fotossíntese. Ao comer estes organismos fotossintetizantes, os animais transformam parte da energia disponível naqueles carboidratos em biomassa animal. Assim, as atividades de organismos tão diferentes quanto bactérias e aves podem ser comparadas pela descrição das transformações de energia de uma população em unidades como watts por metro quadrado de *habitat*. A despeito de suas semelhanças, as abordagens de ecossistema e comunidade na Ecologia proporcionam diferentes modos de olhar o mundo natural. Podemos falar de um ecossistema de floresta, ou podemos falar de comunidades de animais e plantas que vivem na floresta, usando um jargão diferente e nos referindo a diferentes facetas do mesmo sistema ecológico.

A **abordagem de biosfera** na Ecologia se preocupa com a maior escala da hierarquia dos sistemas ecológicos. Esta abordagem trata dos movimentos de ar e água, e a energia e os elementos químicos que eles contêm, em toda a superfície da Terra (veja, por exemplo, a Fig. 1.3). As correntes oceânicas e os ventos transportam o calor e a umidade que definem os climas em cada lugar da Terra, que por sua vez governam as distribuições de organismos, as dinâmicas das populações, a composição de comunidades e a produtividade dos ecossistemas. Um outro objetivo importante da abordagem de biosfera é compreender as consequências ecológicas das variações naturais no clima, como os eventos do El Niño, e mudanças antrópicas, incluindo a formação do buraco na camada de ozônio através da Antártida, a conversão de terras de pasto em deserto em grande parte da Áfri-

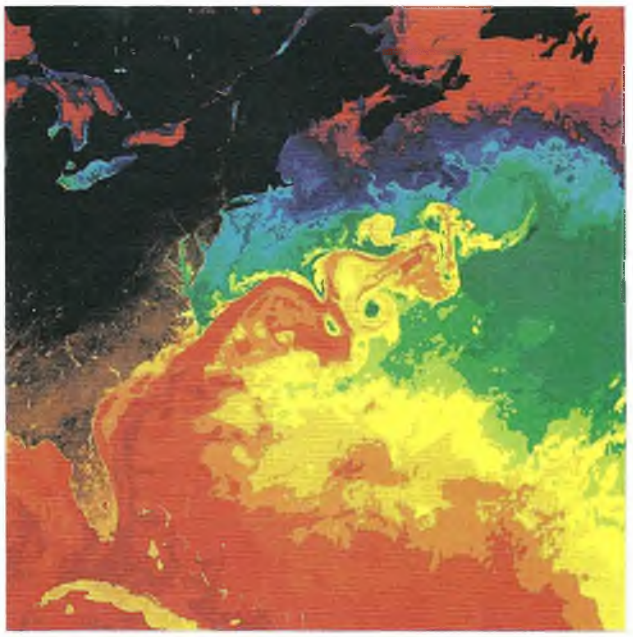


FIG. 1.3 Correntes oceânicas e ventos transportam umidade e calor sobre a Terra. Esta imagem de satélite do Oceano Atlântico Norte durante a primeira semana de junho, 1984, mostra a Corrente do Golfo movendo-se ao longo da costa da Flórida e se separando em grandes vórtices à medida que começa a atravessar o Atlântico em direção ao norte da Europa. A água quente está indicada em vermelho e a fria em verde ou azul, e em seguida em vermelho no alto da figura. Cortesia de Otis Brown, Robert Evans e Mark Carle, University of Miami Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science.

ca, e o aumento do dióxido de carbono atmosférico, que tem um impacto global no clima.

As plantas, os animais e os micro-organismos representam diferentes papéis nos sistemas ecológicos

As maiores e mais abundantes formas de vida, plantas e animais, executam uma grande parte das transformações de energia na biosfera, porém não tão mais do que os incontáveis micro-organismos nos solos, águas e sedimentos. As características que distinguem as plantas, os animais, os fungos, os protistas e as bactérias têm importantes implicações no modo pelo qual estudamos e compreendemos a Natureza, porque os diferentes tipos de organismos têm diferentes funções nos sistemas naturais (Fig. 1.4).

Os primeiros ecossistemas eram dominados por bactérias de diversas formas. As bactérias não somente deram origem a todas as outras formas de vida, mas também modificaram a biosfera, tornando possível que formas de vida mais complexas pudessem existir. As bactérias fotossintetizadoras presentes há três bilhões de anos nos primeiros ecossistemas da Terra produziam oxigênio como subproduto da assimilação do dióxido de carbono. O aumento resultante na concentração de oxigênio na atmosfera e nos oceanos acabou permitindo a evolução de formas de vida móveis e complexas com altas demandas metabólicas, que têm dominado a Terra nos últimos 500 milhões de anos. À medida que novas formas de vida evoluíram, contudo, seus ancestrais mais simples prevaleceram porque as suas capacidades bioquímicas únicas proporcionaram a eles utilizar os recursos e tolerar condições ecológicas que seus descentes mais complexos não podiam tolerar. De fato, as características dos ecossistemas modernos dependem das atividades de muitas variadas formas de vida, com cada grande grupo preenchendo um papel único e necessário na biosfera.

As plantas utilizam a energia da luz do Sol para produzir matéria orgânica

Todos os sistemas ecológicos dependem das transformações de energia. Para a maioria dos sistemas, a fonte de energia em última instância é a luz do Sol. As plantas e outros organismos fotossintetizadores utilizam a energia da luz do Sol para sintetizar moléculas orgânicas a partir do dióxido de carbono e da água. Na terra, a maioria das plantas tem estruturas com grandes superfícies de exposição — suas folhas — para capturar a energia do Sol. Suas folhas são finas porque a área da superfície para a captura da luz é mais importante do que o corpo. Caules rígidos sustentam suas partes acima do solo. Para obter carbono, as plantas terrestres assimilam o dióxido de carbono gasoso da atmosfera. Ao mesmo tempo, elas perdem quantidades prodigiosas de água por evaporação do tecido de suas folhas para a atmosfera. Assim, as plantas precisam de um suprimento constante de água para substituir a perda durante a fotossíntese. Não surpreendentemente, a maioria das plantas está firmemente enraizada no solo, num contato constante com a água do solo. Aquelas que não estão, tais como as orquídeas e outras "plantas aéreas" tropicais (epífitas), podem ser fotossinteticamente ativas somente em ambientes úmidos banhados em nuvens de vapor (Fig. 1.5).

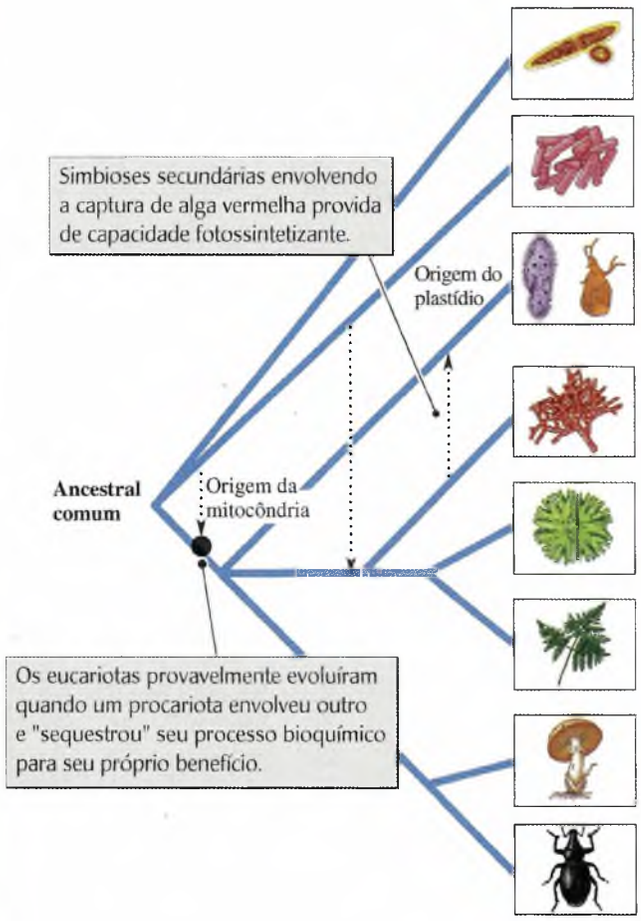
Os animais se alimentam de outros organismos ou de seus restos

O carbono orgânico produzido pela fotossíntese proporciona alimento, direta ou indiretamente, para o resto da comunidade ecológica. Alguns animais consomem plantas; alguns consomem animais que comem plantas; outros, como as larvas das moscas, consomem os restos mortos de plantas ou animais.

Os animais e as plantas diferem de muitas maneiras importantes além de suas fontes de energia (Fig. 1.6). Os animais, tal como as plantas, precisam de grandes superfícies para trocar substâncias com seus ambientes. Contudo, devido a não precisarem capturar luz como fonte de energia, suas superfícies de troca podem ser internas ao corpo. Um par modesto de pulmões humanos tem uma área superficial de cerca de 100 metros quadrados, o que é metade de uma quadra de tênis. Ao internalizar suas superfícies de troca em pulmões, guelras e intestinos, os animais podem atingir formas corporais volumosas e aerodinâmicas, e podem desenvolver sistemas musculares e ósseos que tornam possível a mobilidade. Além disto, as superfícies de troca internalizadas dos animais terrestres perdem menos água por evaporação do que as folhas expostas das plantas, e assim estes animais não precisam de suprimento contínuo de água.

Os fungos são decompositores altamente eficientes

Os fungos assumem papéis únicos no ecossistema devido à sua forma distinta de crescimento. Assim como as plantas e os animais, os fungos são multicelulares (exceto para levedos unice-



Arqueobactérias
Organismos procariotas simples com ausência de um núcleo organizado e outras organelas celulares. Adaptados para viver em condições extremas de alta concentração de sal, alta temperatura e pH (tanto ácido quanto alcalino).

Eubactérias
Como as arqueobactérias, organismos procariotas simples tendo uma ampla variedade de reações bioquímicas de importância ecológica no ciclo de elementos através do ecossistema. Muitas formas são simbióticas ou parasíticas.

Vários protistas
Um grupo extremamente diverso da maioria dos organismos eucariotas unicelulares com membranas nucleares e outras organelas celulares — desde o mofo-de-lodo e protozoários até dinoflagelados fotossintetizadores, algas marrons e diatomáceas.

Algas vermelhas
Talvez 6.000 espécies de protistas fotossintetizadores distinguidos por vários pigmentos fotossintetizadores acessórios. Predominantemente costeiras em sua distribuição, as algas coralinas são importantes construtores de recifes.

Algas verdes
Uma das linhagens de protistas fotossintetizadores que são responsáveis pela maior parte da produção biológica nos sistemas aquáticos e que se pensa terem sido as ancestrais das plantas verdes.

Plantas verdes
Organismos complexos (fotoautotróficos) fotossintetizadores, primordialmente terrestres, responsáveis pela fixação da maior parte do carbono orgânico na biosfera.

Fungos
Organismos heterótrofos, primordialmente terrestres, de grande importância na reciclagem de detritos vegetais nos ecossistemas. Muitas formas são patogênicas e outras importantes simbioses (liquens, micorrizas).

Animais
Organismos heterótrofos terrestres e aquáticos, que se alimentam de outras formas de vida ou seus restos. A complexidade e a mobilidade levaram a uma notável diversificação da vida animal.

FIG. 1.4 Organismos diferentes têm funções diferentes nos sistemas naturais. As grandes divisões da vida e suas relações evolutivas são mostradas pelo padrão de ramificações à esquerda.

FIG. 1.5 Plantas epífitas aéreas crescem bem acima do solo sobre os troncos das árvores nas florestas pluviais tropicais. Fotografia de R. E. Ricklefs.

FIG. 1.6 As plantas obtêm sua energia da luz do Sol e os animais, das plantas. Um mamífero pastando na vegetação em uma savana no leste da África enfatiza a diferença fundamental entre as plantas, que assimilam a energia da luz do Sol e usam isto para converter o dióxido de carbono atmosférico em compostos orgânicos de carbono, e os animais, que obtêm sua energia em última instância da produção das plantas. Fotografia de R. E. Ricklefs.

FIG. 1.7 Os fungos são decompositores eficazes. Os cogumelos produzidos por este fungo "moita-de-enxofre" (*sulphur tuft, Hypholoma fasciculare*) na Bélgica são corpos de frutificação produzidos pelas invisíveis e muito maiores massas de hifas filamentosas que penetram na madeira em decomposição e nas folhas da serapilheira. Fotografia de Philippe Clement/Nature Picture Library.

lulares e seus parentes). A maioria dos organismos fúngicos consiste em estruturas filamentosas chamadas de hifas, que só têm uma célula de diâmetro. Elas podem formar uma rede esparsa, que pode invadir os tecidos vegetais ou animais, ou folhas e madeira morta na superfície do solo, ou crescer para dentro das estruturas reprodutivas que nós reconhecemos como cogumelos (Fig. 1.7). Como os fungos podem penetrar profundamente, eles decompõem rapidamente material vegetal morto, finalmente tornando muitos dos seus nutrientes disponíveis para outros organismos. Os fungos digerem seus alimentos externamente, secretando ácidos e enzimas em sua vizinhança imediata, cortando através da madeira morta e dissolvendo nutrientes resistentes dos minerais do solo. Os fungos são os agentes primários da podridão — talvez indesejável aos nossos sentidos e sensibilidades, mas muito importante para o funcionamento do ecossistema.

Os protistas são os ancestrais unicelulares das formas de vida mais complexas

Os protistas são um grupo altamente diverso de organismos com maioria unicelular, que inclui as algas, os mofos-de-lodo e os protozoários. Há uma desnorteante variedade de protistas preenchendo quase todos os papéis ecológicos. Por exemplo, as algas, incluindo as diatomáceas unicelulares, são os organismos fotossintetizadores primários na maioria dos sistemas aquáticos. As algas podem formar também grandes estruturas semelhantes a plantas — algumas algas marinhas podem ter até 100 metros de comprimento (veja, por exemplo, a Fig. 1.16) — mas suas células não são organizadas em tecidos e órgãos especializados como se vê nas plantas.

Os outros membros deste grupo não são fotossintetizadores. Os foraminíferos e os radiolários são protozoários que se alimentam de pequenas partículas de matéria orgânica ou absorvem pequenas moléculas orgânicas dissolvidas, e secretam conchas de calcita ou silicato. Alguns dos protozoários ciliados são efetivamente predadores — sobre outros micro-organismos, naturalmente. Muitos protistas são comensais ou parasitas, vivendo nos intestinos ou tecidos de seus hospedeiros. Alguns destes, como o organismo *Plasmodium* da malária humana, causam doenças debilitantes.

As bactérias têm uma ampla variedade de mecanismos bioquímicos para as transformações energéticas

As bactérias são as especialistas bioquímicas do ecossistema. Cada bactéria consiste numa célula simples e única, sem um núcleo e cromossomos para conter o seu DNA e sem quaisquer outras membranas e organelas intracelulares. No entanto, a enorme gama de capacidades metabólicas das diversas bactérias, assim como seu tamanho diminuto, as capacita a executar muitas transformações bioquímicas únicas e ocupar partes do ecossistema que os organismos maiores não conseguem. Algumas bactérias podem assimilar o nitrogênio molecular (N_2, a forma comum encontrada na atmosfera), que utilizam para sintetizar proteínas e ácidos nucleicos. Outras podem usar compostos inorgânicos como o sulfeto de hidrogênio (H_2S) como fonte de energia. As plantas, os animais, os fungos e a maioria dos protistas não podem executar estes feitos. Além do mais, muitas bactérias vivem sob condições anaeróbicas (ausência de oxigênio livre) em solos úmidos e sedimentos, onde suas atividades metabólicas regeneram nutrientes e os tornam disponíveis para as plantas. Nós teremos muito mais para dizer sobre a posição especial das bactérias no funcionamento do ecossistema mais adiante neste livro.

Muitos tipos de organismo cooperam na Natureza

Devido a cada tipo de organismo ser especializado numa forma particular de vida, não surpreende que muitos tipos diferentes

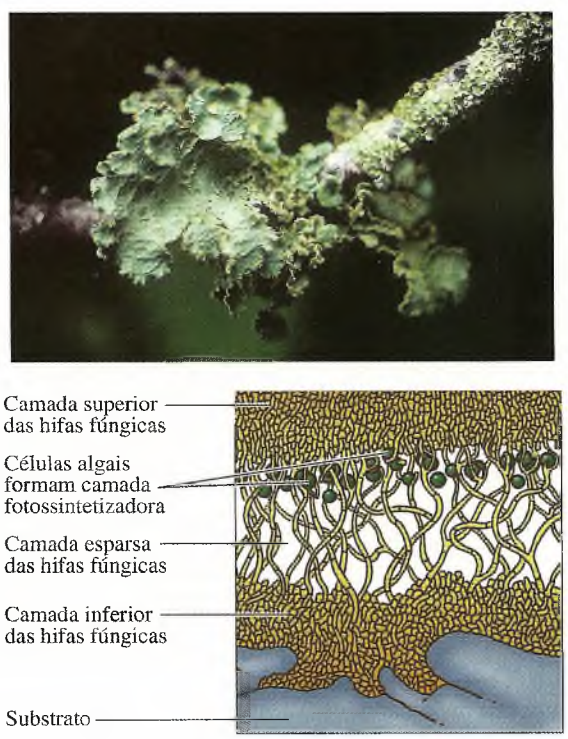


FIG. 1.8 Um líquen é uma associação simbiótica de um fungo e uma alga verde. Fotografia de R. E. Ricklefs.

de organismos vivam juntos em estreita associação. Uma relação física estreita entre dois tipos de organismo é denominada **simbiose**. Quando cada parceiro numa simbiose proporciona algo que o outro não tem, sua relação é chamada de **mutualismo**. Alguns exemplos familiares incluem os liquens, que compreendem um fungo e uma alga num único organismo (Fig. 1.8); as bactérias que fermentam material vegetal nos intestinos das vacas; os protozoários que digerem madeira nos intestinos das térmitas; os fungos associados com as raízes de plantas que as auxiliam a extrair nutrientes minerais do solo em troca de energia do carboidrato da planta; algas fotossintetizadoras no corpo de corais e moluscos gigantes; e bactérias fixadoras de nitrogênio nos nódulos das raízes das leguminosas. As organelas especializadas tão características das células eucarióticas — cloroplastos para a fotossíntese, mitocôndrias para várias transformações energéticas de oxidação — se originaram como bactérias simbióticas vivendo dentro do citoplasma de células hospedeiras.

Os parasitas vivem em todos os tipos de organismos

A fronteira entre o mutualismo e o parasitismo — isto é, viver de outro organismo sem dar em troca com igualdade — é frequentemente invadida. Os parasitas são predadores internos. Como o seu futuro depende da sobrevivência de seus hospedeiros, eles raramente matam o hospedeiro diretamente, mas em vez disto consomem pequenas quantidades de tecido ou nutrientes do hospedeiro. Quando os parasitas causam sintomas de doença, são chamados de **patógenos**. Do ponto de vista de um parasita, organismos como os humanos são armazéns móveis cheios de alimentos bem preparados. Mesmo bactérias bem pequeninas são sub-habitadas por uma pletora de vírus ainda menores. Os parasitas são ecologicamente únicos: vivendo de forma relativamente fácil dentro de um hospedeiro, eles são capazes de dispensar muitas funções necessárias no mundo externo, embora precisem frequentemente adotar ciclos de vida complicados para encontrar novos hospedeiros. Os parasitas podem se adaptar à vida em ambientes externos durante um estágio de vida, ou mesmo utilizar outros animais para se transportarem de um hospedeiro para outro. Os parasitas da malária, por exemplo, infectam mosquitos durante um estágio de vida como um meio de passar de um humano para outro. Ou, talvez, eles usem humanos para passar de um mosquito para o outro.

O *habitat* define o lugar de um organismo na Natureza; o nicho define o seu papel funcional

Os ecólogos acham útil distinguir entre o lugar que um organismo vive e o que ele faz. O ***habitat*** de um organismo é o lugar, ou locação física, na qual ele vive. Os *habitats* são distinguidos por notáveis características físicas, frequentemente incluindo a forma predominante de vida vegetal ou, às vezes, vida animal (Fig. 1.9). Assim, falamos de *habitat* de floresta, *habitat* de deserto e *habitat* de recife de coral. No início do estudo da Ecologia, devotou-se muito esforço para classificar os *habitats*. Por

(a) (b) (c) (d)

FIG. 1.9 Os *habitats* terrestres são distinguidos por sua vegetação dominante. (a) Nas florestas tropicais úmidas, temperaturas quentes e chuvas abundantes mantêm os mais altos níveis de produtividade e biodiversidade na Terra. (b) Em *habitats* de florestas sazonais tropicais, as árvores perdem suas folhas durante a pronunciada estação seca para escapar do estresse da água. (c) As savanas tropicais, que se desenvolvem onde a chuva é esparsa, todavia sustentam vastos rebanhos de herbívoros pastadores durante a produtiva estação chuvosa. (d) As temperaturas gélidas na capa de gelo da Antártida impedem qualquer vida exceto bactérias ocasionais em fendas de rochas expostas ao calor do Sol. Fotografias de R. E. Ricklefs.

(a) (b) (c)

FIG. 1.10 Cada espécie tem um nicho distinto. (a) Este gafanhoto-rinoceronte peruano (*Copiphora rhinoceros*) é especializado em mastigar folhas. (b) Estes afídeos são especializados em sugar seiva dos vasos dos caules e das folhas de serralha. (c) Vespas Ichneumonidea, tais como esta espécie de *Thalessa* de Ohio, depositam seus ovos nas larvas dos besouros cavando fundo na madeira. Fotografia (a) de Nature's Images/Photo Researchers; fotografia (b) de Scott Camazine/Photo Researchers; fotografia (c) de Gary Maszaros/Visuals Unlimited.

exemplo, os ecólogos distinguiram os *habitats* terrestres e aquáticos; entre os *habitats* aquáticos, os de água doce e marinho; entre os *habitats* marinhos, os oceânicos e os de estuários; entre os *habitats* oceânicos, os bentônicos (sobre ou dentro do fundo do oceano) e os pelágicos (em mar aberto); e assim por diante. Contudo, à medida que essas classificações se tornaram mais complexas, terminaram por colidir, porque os tipos de *habitats* se sobrepõem amplamente e distinções absolutas raramente existem. A ideia de *habitat* no entanto é útil, porque enfatiza a diversidade de condições às quais os organismos estão expostos. Os habitantes das profundezas abissais oceânicas e os das copas das florestas pluviais tropicais experimentam condições de luz, pressão, temperatura, concentração de oxigênio, umidade, viscosidade e sais totalmente diferentes, sem mencionar os recursos alimentares e os inimigos.

O **nicho** de um organismo representa o intervalo de condições que ele pode tolerar e as formas de vida que possui — isto é, seu papel no sistema ecológico. Um princípio importante da Ecologia é que cada espécie tem um nicho diferente (Fig. 1.10). Não há duas espécies exatamente iguais, porque cada uma tem atributos diferentes de forma e função que determinam as condições que ela pode tolerar, como se alimenta e como escapa de seus inimigos.

A diversidade de *habitats* contém a chave para boa parte da diversidade dos organismos vivos. Nenhum organismo pode viver sob todas as condições da Terra; cada qual deve se especializar em relação tanto ao conjunto de *habitats* nos quais pode viver quanto ao nicho que pode ocupar no *habitat*.

Sistemas e processos ecológicos têm escalas características de tempo e espaço

A maioria das propriedades do ambiente, como temperatura do ar ou o número de indivíduos numa população por unidade de área, varia de um lugar para outro e de um momento para o seguinte. Em consequência, cada medida apresenta altos e baixos, e altos ou baixos sucessivos são separados por intervalos pequenos ou grandes, no tempo ou no espaço. As variações de cada medida apresentam uma **escala** característica, que é a dimensão no tempo ou no espaço sobre a qual a variação é percebida. É importante selecionar a escala de medida apropriada para combinar com a escala de variação de um padrão ecológico, seja no tempo ou no espaço. Por exemplo, ao longo do tempo, a temperatura do ar pode cair dramaticamente em matéria de horas, à medida que uma frente fria passa por uma região, enquanto as águas do oceano podem exigir semanas ou meses para se resfriar na mesma quantidade. Os estudos ecológicos se concentram nos padrões e processos que ocorrem em escalas temporais de horas, semanas, meses e anos, e escalas espaciais de milímetros, metros e quilômetros. Os processos biosféricos e as mudanças evolutivas, contudo, ocupam escalas muito mais amplas. Somente grandes redes de pesquisadores em colaboração podem trabalhar estas escalas, e devem usar tecnologias especiais para sondar eras longínquas e áreas imensas para processar as enormes montanhas de dados disponíveis.

Variação temporal

Percebemos a variação temporal à medida que o nosso ambiente muda com o tempo, por exemplo, com a alternância do dia e da noite e a progressão sazonal da temperatura e precipitação. Sobrepostas a estas variações mais ou menos previsíveis, há variações irregulares e imprevisíveis, como secas e incêndios, assim como tendências de longo prazo, como o atual aquecimento do clima da Terra. O termo *clima* se refere às condições atmosféricas médias (num determinado lugar), enquanto *tempo** se refere aos fenômenos atmosféricos que variam em períodos de dias ou horas. Os climas de inverno são geralmente frios e úmidos, mas o "tempo" em qualquer momento específico não pode ser previsto com muita antecedência; ele varia perceptivelmente em intervalos de poucas horas ou dias com a passagem de frentes frias e outros fenômenos atmosféricos. Algumas irregularidades nas condições, como uma sequência de anos especialmente úmidos ou secos, ocorrem em períodos longos. Outros eventos de grande consequência ecológica local, como incêndios e tornados, atingem um lugar em particular somente em intervalos de tempo muito longos.

A forma como os organismos e as populações respondem à variação em seu ambiente depende da frequência com que ocorre. Em geral, quanto mais extrema for a condição, menos frequente ela é. Contudo, tanto a severidade quanto a frequência dos eventos são medidas relativas, dependendo do organismo que as experimenta. Incêndios em florestas podem atingir uma árvore individual muitas vezes, mas pular dúzias de gerações de uma população de insetos.

*N.T.: Em português a palavra "tempo" se refere tanto à entidade cronológica quanto às condições atmosféricas do momento atual. No caso, o autor se refere claramente à segunda acepção.

Os padrões de variação temporal podem ser intrínsecos a um sistema ecológico ou impostos pela variação de fatores externos. Por exemplo, em bosques de pinheiros, a probabilidade de um fogo destrutivo cresce ao longo do tempo desde o último evento. À medida que a serapilheira e outros combustíveis se acumulam e queimam, eles produzem um ciclo de fogo característico. Analogamente, uma doença transmissível pode se espalhar por uma população em intervalos regulares, reaparecendo sempre que surjam novos indivíduos carecendo de imunidade de exposições anteriores. Estes processos nos sistemas ecológicos ajudam a regular suas dinâmicas temporais.

Variação espacial

O ambiente também difere de um lugar para outro. As variações no clima, topografia e tipo de solo causam heterogeneidade de grande escala (desde metros até centenas de quilômetros; veja a variação na temperatura da água no Oceano Atlântico ocidental ilustrada na Fig. 1.3). Em escalas menores, a heterogeneidade é gerada pelas estruturas das plantas, pelas atividades de animais e pelo conteúdo dos solos. Tal como na variação temporal, uma escala específica de variação espacial pode ser importante para um organismo e não para outro. A diferença entre o lado de cima e o lado de baixo de uma folha é importante para um pulgão, mas não para um alce, que rapidamente come a folha inteira, com pulgão e tudo.

À medida que um indivíduo se move através de um ambiente que varia no espaço, ele se depara com as variações ambientais em uma sequência temporal. Em outras palavras, um indivíduo que se move percebe a variação espacial como variação temporal. Quanto mais rápido se move, menor a escala da variação espacial, e mais rapidamente ele encontra novas condições ambientais e mais curta é a escala temporal da variação. Isso se aplica a plantas assim como aos animais. As raízes que crescem através do solo podem encontrar novas condições se a escala de variação espacial nas características do solo é pequena o bastante. O vento e os animais dispersam sementes, que podem aterrissar em diversos *habitats* dependendo da distância que elas viajam em relação à escala da variação espacial no *habitat*.

Correlação de dimensões espaciais e temporais

Em relação aos fenômenos ecologicamente importantes, a duração no tempo normalmente aumenta com o tamanho da área afetada. Por exemplo, os tornados duram somente uns poucos minutos e afetam pequenas áreas, enquanto furacões infligem devastações ao longo de centenas de quilômetros, durante dias ou semanas. Nos oceanos, em um extremo, pequenos vórtices podem durar somente uns poucos dias; no outro extremo, giros oceânicos (correntes circulatórias que abrangem bacias oceânicas inteiras) são estáveis durante milênios.

Comparadas com os fenômenos marinhos e especialmente com os atmosféricos, as variações nas formas terrestres têm escalas temporais muito longas em qualquer escala espacial. A razão é simplesmente que a topografia e a geologia se transformam na velocidade de um caracol por processos como a construção de montanhas, erupções vulcânicas, erosão e até a deriva continental. Por outro lado, a heterogeneidade espacial no oceano aberto resulta de processos físicos na água, que são obviamente mais mutáveis do que na rocha e no solo. Como o ar é ainda mais fluido do que a água, os processos atmosféricos têm escalas de tempo muito curtas para uma dada escala espacial.

As escalas espacial e temporal dos *padrões* que medimos na Natureza frequentemente acompanham as escalas dos *processos* que eles produzem. Por exemplo, os processos de macroescala da formação e extinção de espécies criam um padrão global de aumento da riqueza de espécies na maioria dos grupos de organismos desde as altas latitudes até o equador. A formação de novas espécies geralmente exige períodos evolutivos de tempo e escalas continentais de espaço (novas espécies não se formam prontamente em uma pequena ilha, por exemplo), e a extinção de espécies em condições naturais poderia resultar de mudanças milenares ou até mais lentas no clima e no ambiente. No outro extremo, a distribuição de indivíduos numa população depende das respostas comportamentais dos indivíduos às variações no ambiente e à presença de outros indivíduos em períodos de horas, minutos e segundos.

Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos básicos

Com todos estes padrões e processos ocorrendo, os sistemas ecológicos são lugares ativos, embora estes sistemas dinâmicos e complexos sejam governados por um pequeno número de princípios básicos. Uma rápida consideração de quatro destes princípios ajudará a mostrar a unicidade subjacente da ecologia.

Sistemas ecológicos obedecem às leis da Física

A vida se constrói sobre as propriedades físicas e as reações químicas da matéria. A difusão de oxigênio através da superfície corporal, a velocidade das reações químicas, a resistência dos vasos ao fluxo de fluidos e a transmissão de impulsos nervosos, todas obedecem às leis da termodinâmica. Os sistemas biológicos são impotentes para alterar estas propriedades fundamentais da matéria e da energia, porém, dentro dos limites gerais impostos por estas restrições, a vida pode seguir muitas opções, e ela tem feito isso com uma impressionante criatividade.

Os sistemas ecológicos existem em estados dinâmicos

Se nos focalizarmos sobre um organismo, uma população, uma comunidade, um ecossistema ou a biosfera, cada um destes sistemas ecológicos continuamente troca matéria e energia com os seus arredores. Quando os ganhos e as perdas são equilibrados, os sistemas ecológicos permanecem imutáveis. Este equilíbrio é a essência de um **estado estacionário** dinâmico. Um animal de sangue quente continuamente perde calor para o ambiente frio. Esta perda é equilibrada, contudo, pelo calor obtido do metabolismo dos alimentos, e assim a temperatura corporal permanece constante. As proteínas dos nossos corpos são continuamente decompostas e substituídas por novas proteínas sintetizadas, embora nossa aparência não mude.

Este princípio do estado estacionário se aplica a todos os níveis de organização ecológica. Para um determinado organismo, o alimento e a energia assimilados devem equilibrar o gasto de energia e a decomposição metabólica dos tecidos. Para a população, os ganhos e as perdas são nascimentos e mortes. A diversidade de uma comunidade diminui quando as espécies se tornam extintas, e aumenta quando novas espécies invadem o *habitat* da comunidade. Os ecossistemas e a biosfera propriamente dita não poderiam existir sem a energia recebida do Sol, embora este ganho seja equilibrado pela energia térmica irradiada pela Terra de

volta para o espaço. A forma como os estados estacionários dos sistemas ecológicos são mantidos e regulados é uma das mais importantes questões colocadas pelos ecólogos, a qual voltaremos a discutir frequentemente ao longo deste livro.

Naturalmente, os sistemas ecológicos também mudam. Os organismos crescem; as populações variam ciclicamente em abundância; campos abandonados se revertem em florestas. Contudo, todos os sistemas ecológicos têm mecanismos que tendem a manter sua integridade.

Sistemas vivos devem gastar energia para se manter

Como a vida é tão especial — considere que as moléculas da vida são raras ou inexistentes no mundo físico — organismos vivos existem fora de equilíbrio com o ambiente físico. O que o organismo perde para o seu entorno, contudo, não é retornado para o ambiente de graça. Se fosse, a vida seria o equivalente de uma máquina de moto-perpétuo.* O organismo deve procurar energia ou matéria para substituir suas perdas. Para isto, ele deve gastar energia. Assim, ele deve substituir a energia perdida como calor e movimento pela metabolização do alimento ou das reservas armazenadas, que por sua vez precisa que ele gaste energia para capturar e assimilar. O preço de manter um sistema vivo num estado dinâmico é energia.

Os sistemas ecológicos evoluem com o tempo

Ao longo da história da vida sobre a Terra, os atributos dos organismos mudaram e se diversificaram dramaticamente através do processo da **evolução**. Embora as propriedades físicas e químicas da matéria e da energia sejam imutáveis, o que os sistemas vivos fazem com matéria e energia é tão variável quanto todas as formas de organismos que existiram no passado, existem hoje ou poderão existir no futuro. As estruturas e funções daqueles organismos são produtos da mudança evolutiva nas populações em resposta aos seus ambientes particulares. Por exemplo, as presas são frequentemente coloridas de tal forma que se confundem com a sua vizinhança e escapam de serem notadas pelos predadores (Fig. 1.11). Muitas plantas que crescem em climas quentes e secos têm pequenas folhas com superfícies cerosas para reduzir a perda de água por evaporação. Tais atributos de estrutura e função que adaptam um organismo às condições de seu ambiente são chamados de **adaptações**.

A estreita correspondência entre organismos e seus ambientes não é acidental. Ela deriva de um processo único dos sistemas biológicos: a **seleção natural**. Somente aqueles indivíduos que estão bem adaptados aos seus ambientes sobrevivem e produzem descendentes. Os atributos favoráveis herdados por sua prole são preservados. Outros indivíduos sobrevivem menos bem ou produzem uma prole menor, e seus atributos menos adequados não são passados adiante. Charles Darwin reconheceu que este processo permite às populações responder, ao longo de muitas gerações, às mudanças em seus ambientes. Uma coisa maravilhosa sobre a seleção natural e a evolução é que à medida que cada espécie muda, novas possibilidades para mudanças adicionais são abertas por elas mesmas e para outras espécies com as quais interage. Desta forma, a complexidade das comunidades e ecossistemas ecológicos vai se ampliando, e é promovida pela complexidade existente. Um objetivo importante da Ecologia como ciência é compreender como estes sistemas ecológicos complexos vieram a existir e como funcionam nas suas estruturas ambientais.

(a)

(b)

FIG. 1.11 Adaptações ajudam os organismos a sobreviverem em seus ambientes. (a) A coloração críptica de um mantídeo da Costa Rica o protege dos predadores. (b) As folhas cerosas e suculentas da agave-de-cera (*Echeveria agavoides*; Crassulaceae) sul-americana reduz a perda de água no seu ambiente árido. Fotografia (a) de Michael Fogden/DRK; fotografia (b) de Peter Anderson, DK Limited/CORBIS.

Os ecólogos estudam o mundo natural por observação e experimentação

Como outros cientistas, os ecólogos aplicam muitos métodos para aprender sobre a Natureza. A maioria destes métodos refle-

*N.T.: Máquina conceitual que reutiliza sua própria energia indefinidamente, sem precisar receber energia de fora de qualquer espécie. Pelas leis da Física atuais, tal máquina é impossível existir.

te três facetas da investigação científica, frequentemente referidas como um método científico: (1) observação e descrição, (2) desenvolvimento de hipóteses ou explicações e (3) teste destas hipóteses, frequentemente com experimentos.

A maioria dos programas de pesquisa começa como um conjunto de **observações** sobre a Natureza que convidam a uma explicação ou especulação. Normalmente estes fatos descrevem um padrão consistente. Por exemplo, as medidas de produção vegetal em várias partes do mundo mostram uma relação fortemente positiva entre o crescimento das plantas e a precipitação, o que seria esperado porque sabemos que as plantas demandam água. Nas áreas mais úmidas dos trópicos, contudo, a produção das plantas diminui. Esta descoberta inesperada não pode ser creditada a uma explicação baseada na restauração da água perdida para a evaporação. Discutiremos algumas possibilidades mais adiante neste livro. Mesmo uma observação simples pode estimular a especulação. Por exemplo, os ecólogos (como os fazendeiros e os jardineiros) têm há muito tempo conhecimento de que os insetos se alimentam de plantas, tipicamente removendo cerca de 10% da biomassa das folhas das árvores. Muitos anos atrás, os ecólogos se perguntavam por que os insetos e outros herbívoros não comem mais do que comem. Voltaremos a esta questão em breve.

As **hipóteses** são ideias sobre como um sistema funciona — isto é, são explicações. Se correta, uma hipótese pode nos ajudar a compreender a causa de um padrão observado. Suponha que nós observemos os sapos machos cantarem em noites quentes após períodos de chuva. Se uma quantidade razoável de observações produz poucas exceções a este padrão, ele pode ser compreendido como uma **generalização** que nos capacita a prever o comportamento dos sapos a partir do tempo. Tendo estabelecido a existência de tal padrão, podemos desejar compreendê-lo melhor. Por exemplo, podemos desejar explicar como um sapo responde à temperatura e à chuva; podemos também desejar explicar por que um sapo responde do jeito que responde. A parte do "como" deste fenômeno específico envolve detalhes de percepção sensorial, a inter-relação entre os estímulos ambientais e o *status* hormonal do sapo, e o sistema nervoso e os músculos do sapo — em outras palavras, envolve os processos fisiológicos e os **fatores de aproximação** que estimulam o comportamento do sapo. A questão do "porquê" lida com os custos e benefícios do comportamento do indivíduo e lida com os **fatores últimos** no ambiente que dirigem a evolução — fatores como predadores e sapos fêmea, ambos os quais são atraídos pelo canto dos machos, mas por razões diferentes. Se suspeitarmos que os machos cantam para atrair as fêmeas, talvez cantem em noites quentes após as chuvas porque é quando as fêmeas procuram por machos. Se os machos cantassem em outros períodos, poderiam atrair poucas parceiras (baixo benefício), e ainda manteriam a exposição à predação e outros riscos (alto custo). Criamos agora um certo número de hipóteses sobre o comportamento dos sapos: (1) o canto dos machos atrai as fêmeas e leva ao acasalamento; (2) as fêmeas buscam ativamente por machos somente em noites quentes após as chuvas (talvez porque aquelas noites produzam as melhores condições para pôr ovos); (3) o canto tem um custo, que compele os machos a economizar o seu canto para os períodos em que produzirão os maiores benefícios.

Usando manipulações experimentais para testar hipóteses

Se quisermos nos convencer de que uma hipótese é válida, devemos pô-la em teste. Só raramente uma ideia em particular pode ser provada acima de qualquer dúvida, mas nossa confiança cresce quanto mais exploramos as implicações de uma hipótese e verificamos que ela é consistente com os fatos. Voltemos à questão dos insetos herbívoros e das plantas. Ficamos surpresos em observar que os herbívoros consomem tão pouca biomassa das plantas. Duas ideias vêm à mente. A primeira é que as plantas se defendem dos herbívoros, não correndo ou se escondendo, mas sintetizando várias substâncias químicas que reduzem sua palatabilidade. Estas defesas não apenas impedem que os herbívoros se alimentem, mas ao fazer isso elas também controlam o crescimento da população de herbívoros. A segunda ideia é que os predadores reduzem as populações de herbívoros, e assim evitam que eles sobrepastem seus alimentos vegetais. Ambas as ideias são hipóteses sobre como um sistema ecológico funciona.

Robert Marquis e Chris Whelan da Universidade do Missouri em St. Louis interessaram-se sobre se a hipótese da predação (também chamada de controle *top-down* de populações de herbívoros) se aplicava aos insetos que se alimentam de carvalhos no Missouri. Eles observaram que as aves consomem muitos insetos na folhagem do carvalho, e especularam que os predadores alados controlavam as populações de insetos predadores herbívoros. Eles previram que, se a hipótese estava correta, então as populações de insetos deveriam aumentar e consumir mais biomassa foliar se as aves fossem removidas. Uma **previsão** é uma afirmação que se segue logicamente de uma hipótese. Se Marquis e Whelan pudessem confirmar sua previsão, então a hipótese poderia ser fortalecida; se não, sua hipótese seria enfraquecida, ou talvez até rejeitada por completo.

Devido a muitas hipóteses serem plausíveis, é necessário conduzir investigações para determinar quais explicações melhor se ajustam aos fatos. Os testes mais fortes para hipóteses são na maioria das vezes os **experimentos**, nos quais uma ou um pequeno número de variáveis são manipuladas independentemente de outras para revelar seus efeitos específicos. Para testar sua hipótese, Marquis e Whelan construíram gaiolas à prova de aves em volta de árvores de carvalho (Fig. 1.12), que excluíam o acesso das aves à folhagem mas permitiam que os insetos passassem livremente. O número de insetos e a quantidade de dano foliar dentro das gaiolas foram monitorados durante a estação de crescimento do verão. Naturalmente, as populações de insetos po-

FIG. 1.12 Experimentos são os testes mais fortes das hipóteses. Uma gaiola foi colocada em volta de um carvalho-branco para excluir as aves predadoras que de outra forma consumiriam as lagartas que se alimentam de suas folhas. Cortesia de C. Whelan, de R. J. Marquis e C. Whelan, *Ecology* 75:2007-2014 (1994).

deriam ser influenciadas por variáveis outras que não a predação, tais como as condições meteorológicas. Assim, Marquis e Whelan também monitoraram árvores próximas sem gaiolas para considerar as flutuações espaciais e temporais nas populações de insetos. Tal tratamento, que reproduz todas as condições do experimento exceto a variável de interesse (exclusão das aves), é chamado de um **controle**. Analogamente, como as gaiolas poderiam ter efeitos na folhagem além da exclusão das aves (sombreamento, por exemplo), os pesquisadores também cercaram algumas árvores com gaiolas incompletas que permitiam o acesso das aves às folhas. Este terceiro conjunto de árvores proporcionou um controle para os efeitos experimentais. Finalmente, para ter certeza de que seus resultados seriam replicáveis, os pesquisadores aplicaram o tratamento experimental a várias árvores, com um número similar de árvores como controles.

Marquis e Whelan descobriram que o número de insetos registrado nas árvores das quais as aves foram excluídas era 70% maior do que o das árvores de controle, e que o percentual da área foliar ausente no fim da estação de crescimento saltou de 22% nas árvores de controle para 35% nas experimentais. Estas descobertas os levaram a concluir que os predadores alados de fato reduzem a abundância de insetos herbívoros, assim como os danos causados pelos herbívoros às árvores. Portanto, os experimentos confirmaram as previsões dos pesquisadores e fortaleceram sua hipótese. Contudo, não responderam à hipótese alternativa de que defensivos químicos produzidos pelas plantas também reduzem a herbivoria dos insetos. Esta hipótese exigirá um outro teste, como veremos ainda neste livro. A descoberta de que as aves reduzem a herbivoria sugere uma outra questão: as populações de aves estão declinando em resposta à fragmentação das florestas no leste dos EUA e em outras partes. Os danos causados por insetos às florestas remanescentes vão aumentar em consequência disto?

Abordagens alternativas ao teste de hipótese

Embora os métodos de adquirir conhecimento científico pareçam ser diretos, muitas armadilhas existem. Por exemplo, uma correlação entre variáveis não implica uma relação causal; o mecanismo de causalidade deve ser determinado independentemente, por meio de uma investigação adequada. Além disso, muitas hipóteses não podem ser testadas por métodos experimentais porque as escalas dos processos relevantes são grandes demais, ou as variáveis importantes não podem ser isoladas porque controles adequados não podem ser estabelecidos. Estas limitações se tornam particularmente restritivas quando ocorrem com padrões que evoluíram durante longos períodos de tempo e com sistemas tais como populações inteiras ou ecossistemas que são grandes demais para uma manipulação prática.

Hipóteses diferentes deveriam explicar uma observação particular igualmente bem, assim os pesquisadores devem fazer previsões que distingam as várias alternativas. Naturalmente, mais de um mecanismo poderia produzir um determinado padrão, em cujo caso mais de uma hipótese poderia ser sustentada. Por exemplo, a redução observada na riqueza de espécies em latitudes mais altas tem muitas explicações potenciais. À medida que se viaja para o norte a partir do equador, a temperatura e a precipitação médias diminuem, a luz do Sol e a produção biológica diminuem, e a sazonalidade e outras variações ambientais aumentam. Cada um destes fatores poderia interagir com os sistemas ecológicos em modos que poderiam afetar o número de espécies que podem coexistir numa localidade, e dúzias de hipóteses baseadas nestes fatores e invocando vários mecanismos ecológicos e evolutivos foram propostas. Isolar o efeito de cada fator é difícil porque cada um tende a variar em paralelo com outros.

Em face destas dificuldades, os ecólogos recorrem a diversas abordagens alternativas aos testes de hipótese. Uma destas é o **experimento natural**, que se baseia na variação natural do ambiente para criar tratamentos experimentais razoavelmente controlados. Por exemplo, a hipótese de que o número de espécies numa ilha é influenciado pela taxa na qual novos colonizadores chegam de áreas originárias do continente foi "testada" pela comparação da diversidade de espécies nas ilhas com tamanhos e *habitats* equivalentes mas localizadas em distâncias diferentes da costa continental. Como previsto, a diversidade diminui com a distância da costa.

Uma outra abordagem é o experimento de **microcosmo**, que tenta replicar as características essenciais de um ecossistema num laboratório ou montagem de campo simplificados (Fig. 1.13). Ele assume que um aquário com cinco espécies de animais se comportará como um sistema natural mais complexo num lago, ou mesmo como ecossistemas mais gerais; se for assim, as manipulações experimentais do microcosmo podem produzir resultados que podem ser generalizados para sistemas maiores. Por exemplo, a hipótese de que a diversidade diminui à medida que a variação temporal no ambiente aumenta poderia ser testada num experimento de microcosmo variando-se a temperatura, a luz, a acidez ou as condições de recursos nutricionais, e observando se algumas espécies desaparecem do sistema. Pode ser um exagero generalizar de um aquário para um ecossistema "real", mas se tais variações consistentemente resultarem numa perda de espécies em diversos microcosmos, a hipótese seria fortalecida.

Os ecólogos também usam **modelos matemáticos** para explorar o comportamento de sistemas complexos. O pesquisador representa um tal sistema como um conjunto de equações correspondendo às relações postuladas de cada um dos componentes de um sistema em relação aos outros componentes e às influências externas. Neste sentido, um modelo matemático é uma

FIG. 1.13 Experimentos com microcosmo são projetados para reproduzir as características essenciais de um sistema ecológico. Comunidades de invertebrados de água doce são alojadas em tanque de gado (*cattle tanks*) na *Kellogg Biological Station* da Universidade Estadual de Michigan. Vários tanques são usados para reprodução de tratamentos experimentais diferentes. Fotografia de R. E. Ricklefs.

hipótese; ele proporciona uma explicação da estrutura e do funcionamento observados do sistema. Podemos testar os modelos pela comparação das previsões que produzem com observações. A maioria dos modelos faz previsões sobre atributos de um sistema que não foram medidos ou acerca da resposta do sistema a perturbação. Se estas previsões forem consistentes com as observações, isso determina se as hipóteses sobre as quais estão baseados são mantidas ou rejeitadas. Por exemplo, os epidemiologistas desenvolveram modelos para descrever a dispersão de doenças transmissíveis. Estes modelos incluem fatores como a fração das populações que são suscetíveis, expostas, infectadas e recuperadas (e assim se tornando resistentes por imunidade adquirida), assim como as taxas de transmissão e a virulência do organismo patológico. Estes modelos são capazes de fazer previsões sobre a frequência e a severidade do surto da doença, e estas previsões podem ser comparadas com as observações para testar os modelos.

Numa escala maior, os ecólogos criaram modelos de equilíbrio do carbono global para investigar como a queima de combustíveis fósseis afeta o conteúdo de dióxido de carbono da atmosfera. Compreender essa relação é criticamente importante para gerenciar os impactos humanos no ambiente. Os modelos de equilíbrio do carbono global incluem, entre outros fatores, equações para a assimilação de dióxido de carbono pelas plantas e para a dissolução de dióxido de carbono nos oceanos. Os resultados das últimas versões destes modelos falharam em explicar as últimas observações; especificamente, os modelos sobreestimaram o aumento anual das concentrações de carbono atmosférico. O mundo real evidentemente contém sumidouros de dióxido de carbono que removem o gás da atmosfera mas que não foram representados adequadamente nos modelos. Esta discrepância fez os modelistas de ecossistemas olharem mais detalhadamente os processos tais como a regeneração de florestas e o movimento do dióxido de carbono através da interface ar–água. Estes processos foram atualizados nos modelos para criar descrições mais refinadas do funcionamento da biosfera e previsões mais precisas do futuro da mudança atmosférica.

Os humanos são uma parte importante da biosfera

Por que os ecólogos fazem tudo isso? As maravilhas do mundo natural atraem a nossa curiosidade natural sobre a vida e tudo que nos cerca. Para muitos de nós, nossa curiosidade sobre a Natureza e os desafios de seu estudo são razões suficientes. Além disso, contudo, nossa necessidade de compreender a Natureza está se tornando mais e mais urgente, à medida que o crescimento da população humana estressa a capacidade dos sistemas naturais em manter sua estrutura e funcionamento. Os ambientes que as atividades humanas dominam ou criaram — incluindo nossas áreas de vida urbanas e suburbanas, nossas terras cultivadas, nossas áreas de recreação, plantações de árvore e pesqueiros — são também ecossistemas. O bem-estar da humanidade depende de manter o funcionamento destes sistemas, sejam eles naturais ou artificiais. Virtualmente toda a superfície da Terra é, ou em breve será, fortemente influenciada por pessoas, se não completamente sob seu controle. Os humanos já usurpam quase metade da produtividade biológica da biosfera. Não podemos assumir esta responsabilidade de forma negligente.

A população humana se aproxima da marca de 7 bilhões, e consome energia e recursos, e produz rejeitos muito além do necessário ditado pelo metabolismo biológico. Estas atividades causaram dois problemas relacionados de dimensões globais. O primeiro é o seu impacto nos sistemas naturais, incluindo a interrupção de processos ecológicos e a exterminação de espécies. O segundo é a firme e constante deterioração do próprio ambiente da espécie humana à medida que pressionamos os limites dentro dos quais os ecossistemas podem se sustentar. Compreender os princípios ecológicos é um passo necessário para lidar com estes problemas. Dois exemplos mostram isso.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A introdução da perca-do-nilo no lago Victoria. Durante a década de 1950 e início da de 60, a perca-do-nilo (*Lates niloticus*) e a tilápia-do-nilo (*Oreochromis niloticus*) foram introduzidas no lago Victoria, um grande e raso lago que se espalha ao longo do equador no leste da África. A introdução intencionava proporcionar alimento adicional para as pessoas que viviam na área e uma receita adicional de exportação com a pesca excedente (Fig. 1.14). Durante a década de 1980, a população da perca-do-nilo aumentou dramaticamente, e o próspero pesqueiro atraiu muita gente para a região das margens do lago Victoria. De fato, em 2003, o pesqueiro produzia exportação para a União Europeia avaliada em quase 170 milhões de euros anuais. Contudo, devido

FIG. 1.14 A introdução de uma nova espécie num ecossistema pode ter efeitos drásticos. A perca-do-nilo foi introduzida no lago Victoria na década de 1950 para aumentar a pesca local, mas levou muitos peixes nativos endêmicos à extinção e mudou completamente o ecossistema do lago. Fotografia de cortesia de Tim Baily/The African Angler e Joe Bucher Tackle Company.

ao fato de princípios ecológicos básicos terem sido ignorados, a introdução terminou por destruir a maior parte da pesca tradicional do lago e assim também acabando com o novo pesqueiro.

Até a introdução da perca-do-nilo, o lago Victoria sustentava uma pesca permanente de diversos peixes locais, a maioria deles pertencentes à família Cichlidae. Uma destas espécies nativas foi uma espécie de tilápia que se alimentava principalmente de matéria orgânica morta, plantas e pequenos invertebrados aquáticos. As percas-do-nilo são muito grandes e comem grandes quantidades de outros peixes: os ciclídeos menores, neste caso. Mais ainda, como energia é perdida em cada passo na cadeia alimentar, populações de predadores não podem ser pescadas numa taxa tão alta quanto as suas presas, mesmo que possam parecer mais fáceis de pescar. Como a perca-do-nilo era um alienígena para o lago Victoria, os ciclídeos locais tinham poucas adaptações que os ajudassem a escapar do seu predador. Inevitavelmente, a perca-do-nilo aniquilou as populações de ciclídeos, levando muitas espécies únicas à extinção, destruindo a pesca nativa e reduzindo severamente seu próprio suprimento de comida. Consequentemente, os hábitos vorazes da perca-do-nilo sobre presas indefesas trouxeram a sua própria derrocada como uma espécie de peixe explorável e mudou completamente o ecossistema do lago Victoria.

No momento, o pesqueiro da perca-do-nilo no lago Victoria entrou em colapso. A introdução da perca-do-nilo teve consequências secundárias para os ecossistemas terrestres no entorno do lago também. A carne da perca-do-nilo é oleosa e deve ser preservada pela defumação em vez de secagem ao Sol, e assim as florestas locais foram cortadas para fazer fogo. Para ser mais preciso, a pesca nativa já estava precariamente próxima da sobre-exploração, em consequência de um aumento da população humana local e do uso de tecnologias de pesca avançada e não tradicional. Contudo, em vez de introduzir um predador eficiente sobre os peixes locais, estes problemas deveriam ter sido mais adequadamente resolvidos por meio de métodos de regulação da pesca, limites restritivos sobre a coleta anual total e o desenvolvimento de fontes alternativas de alimentos diferentes de peixe.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A lontra-do-mar da Califórnia. Meio mundo distante do lago Victoria, os esforços para salvar a lontra-do-mar (*Enhydra lutris*) ao longo da costa da Califórnia ilustram a intricada mistura da Ecologia e outras questões humanas (Fig. 1.15). A lontra-do-mar já foi amplamente distribuída em torno da faixa do Pacífico Norte, do Japão até a Baixa Califórnia. Nos séculos 18 e 19, uma caça intensa por pele de lontra reduziu a população quase à extinção. Previsivelmente, a indústria de peles entrou em colapso à medida que sobre-explorou sua base econômica. Após a redescoberta de uma pequena população na década de 1930, a população da lontra-do-mar foi colocada sob rigorosa proteção. Ela aumentou para vários milhares de indivíduos na década de 1990, mas está agora decrescendo novamente.

Inicialmente, a recuperação da lontra-do-mar irritou alguns pescadores da Califórnia, que reclamaram que as lontras — que não precisam de licenças comerciais para pescar — drasticamente reduziram os estoques de valiosos moluscos, ouriços-do-mar e lagostas. Os problemas deterioraram até o ponto do equivalente a uma guerra marinha entre a indústria da pesca e os conservacionistas, com a lontra no meio do fogo, frequentemente fatal. Ironicamente, as lontras se beneficiaram de um empreendimento marinho comercial: a criação de algas marinhas (*kelps*). As *kelps*, que são grandes plantas marinhas muito usadas para produzir fertilizantes, crescem em águas rasas em áreas chamadas de florestas de *kelp*, que proporcionam refúgio e áreas de alimentação para larvas de peixes (Fig. 1.16). As *kelps* são também comidas por ouriços-do-mar que, quando abundantes, podem limpar uma área. A lontra-do-mar é o principal predador do ouriço-do-mar. Quando a população de lontras em

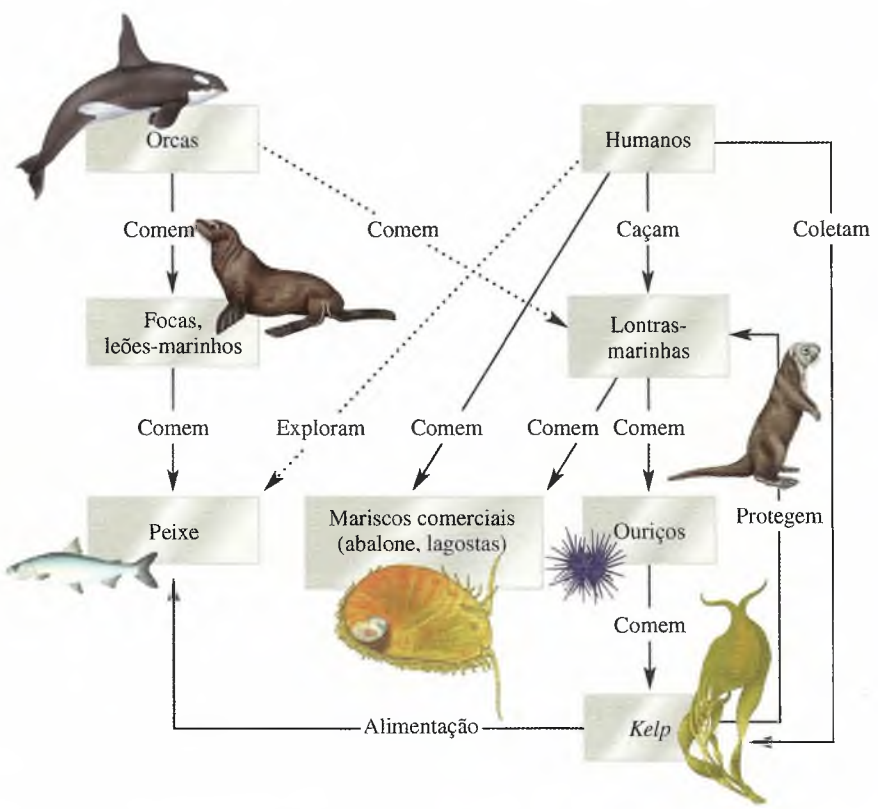


FIG. 1.15 Atividades humanas têm efeitos complexos nos ecossistemas. Vários componentes do ecossistema *kelp*–ouriço–lontra são alterados quando os humanos reduzem as populações de lontras por caça. Segundo J. A. Estes et al., *Science* 282:473-476 (1998).

FIG. 1.16 A integridade do *habitat* de floresta de *kelp* depende da presença de lontras-marinhas. A floresta de *kelp* proporciona área de alimentação e refúgio para muitas espécies de peixes e invertebrados. As lontras-marinhas comem os ouriços, que de outra forma destruiriam as *kelps* jovens. Fotografia de Jeff Rotman/Photo Researchers.

crescimento se espalhou para novas áreas, as populações de ouriços foram controladas, permitindo às florestas de *kelp* se recuperarem.

Nos últimos anos, as redes de emalhe (*gill nets*), utilizadas para explorar um pesqueiro desenvolvido recentemente na costa da Califórnia, inadvertidamente mataram lontras em grandes números até que uma nova legislação deslocou o pesqueiro para longe da costa. Mortes recentes de lontras foram atribuídas ao parasita protozoário *Toxoplasma gondii* e *Sarcocystis neurona*. Estes parasitas normalmente infectam gatos, mas devem ter entrado no ecossistema marinho por meio de dejetos de gatos liberados através do sistema de saneamento.

Em todos os lugares, onde outros fatores estão em funcionamento, a população de lontras está também declinando. Num relatório publicado em 1998 no periódico *Science*, J. A. Estes e seus colegas da Universidade da Califórnia em Santa Cruz mostraram que as populações de lontras na vizinhança das Ilhas Aleutas, Alasca, declinaram fortemente durante a década de 1990. A razão? As orcas, ou, como são chamadas, baleias assassinas (*Orcinus orca*), que anteriormente não atacavam lontras, têm se aproximado da costa e eliminado grande número delas. Um resultado previsível do declínio da população de lontras tem sido um aumento dramático nos ouriços e a dizimação de *kelps* nas áreas afetadas. Por que as baleias assassinas adotaram este novo comportamento? J. A. Estes aponta que as populações das principais presas das baleias assassinas — focas e leões-marinhos — colapsaram durante o mesmo período, talvez induzindo as baleias a procurar por fontes de alimentos alternativos. Por que as focas e os leões-marinhos declinaram? Pode-se somente especular neste ponto. Contudo, a pesca humana intensa reduziu os estoques de peixes explorados pelas focas a níveis baixos o suficiente para afetar seriamente suas populações.

Os impactos humanos no mundo natural têm se tornado crescentemente um foco da Ecologia

Embora a situação de espécies ameaçadas nos toque emocionalmente, os ecólogos cada vez mais percebem que o único meio efetivo de preservar os recursos naturais é através da conservação de sistemas ecológicos inteiros e do manejo dos processos ecológicos em larga escala. Cada uma das espécies, incluindo aquelas das quais os humanos dependem para alimento e outros produtos, dependem, elas próprias, da manutenção dos sistemas ecológicos de suporte. Já vimos como predadores como a perca-do-nilo e a lontra-do-mar podem assumir papéis-chave no funcionamento dos ecossistemas. As atividades humanas que mudaram a abundância destes predadores alteraram ecossistemas inteiros. Impactos locais de atividades humanas sobre os ecossistemas podem frequentemente ser gerenciados uma vez que compreendamos os mecanismos responsáveis pelas mudanças. Crescentemente, contudo, nossas atividades têm impactos múltiplos e amplamente abrangentes que tornam mais difícil para os cientistas caracterizar e para os órgãos reguladores e legislativos controlar. Por esta razão, uma saudável compreensão científica dos problemas ambientais é um pré-requisito necessário para a ação.

Os jornais diários estão cheios de problemas ambientais: desaparecimento de florestas tropicais, depleção do estoque de peixes, doenças emergentes, aquecimento global. As guerras criam igualmente impressionantes catástrofes ambientais e tragédias humanas. Mas há também histórias de sucesso. Muitos países desenvolvidos fizeram grandes avanços na limpeza de seus rios, lagos e atmosfera. Os peixes estão novamente migrando rio acima na maioria dos grandes rios da América do Norte e Europa para se reproduzirem. A chuva ácida diminuiu, graças às mudanças na queima de combustíveis fósseis. A liberação de clorofluorcarbonos (CFC), que danificam a camada de ozônio que protege a superfície da Terra da radiação ultravioleta, diminuiu dramaticamente. A inevitabilidade do aquecimento global causado pelo aumento do dióxido de carbono atmosférico colocou em andamento um esforço de pesquisa internacional e gerou uma preocupação global. Os esforços de conservação, incluindo a reprodução de espécies ameaçadas em cativeiro, salvaram alguns animais e plantas da extinção certa. Eles também aumentaram a consciência do público sobre as questões ambientais, e algumas vezes provocaram polêmicas. Contudo, sem uma consciência e compreensão do público, a ação política é impossível.

Particularmente encorajador é o crescimento da cooperação internacional exemplificada em organizações como a *International Union for the Conservation of Nature* — IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza) e o *World Wildlife Fund* — WWF (Fundo Mundial para a Vida Selvagem). Além disso, as nações do mundo fizeram acordos importantes para a proteção da vida selvagem e da Natureza. Um destes acordos é a Convenção sobre Comércio Internacional de Espécies Ameaçadas (CITES), que proíbe o transporte de espécies ameaçadas ou seus subprodutos (peles, penas e marfim, por exemplo) através das fronteiras internacionais, alijando os caçadores ilegais dos mercados. A Convenção da Biodiversidade, ou Rio 92, reconhece os interesses proprietários dos países sobre suas próprias heranças biológicas e garante taxas e *royalties* para a exploração de plantas e animais locais para usos tais como produtos farmacêuticos. O Protocolo de Kyoto sobre mudanças climáticas, um acordo projetado para limitar as emissões de gases de estufa, pode acabar por ser ineficiente, mas é um compromisso inicial para se fazer algo sobre a mudança global da biosfera.

Estes sucessos não teriam sido possíveis sem um consenso geral fundamentado nas evidências produzidas pelo estudo do mundo natural. Compreender a ecologia não irá por si só resol-

ver nossos problemas ambientais em todas as suas dimensões políticas, econômicas e sociais. Contudo, à medida que enfrentamos a necessidade de uma gestão global dos sistemas naturais, nossa efetividade nesta empreitada se apoiará na nossa compreensão de sua estrutura e funcionamento — uma compreensão que depende do conhecimento dos princípios da Ecologia.

RESUMO

1. A Ecologia é o estudo científico do ambiente natural e das relações dos organismos uns com os outros e com suas redondezas.

2. Um sistema ecológico pode ser um organismo, uma população, uma comunidade, um ecossistema ou toda a biosfera. Estes sistemas representam níveis de organização de estrutura e funcionamento ecológicos e formam uma hierarquia de entidades progressivamente mais complexas.

3. Os ecólogos usam diversas abordagens para estudar a Natureza, enfocando as interações dos organismos com seus ambientes; as transformações resultantes de energia e de elementos químicos nos ecossistemas e na biosfera; a dinâmica das populações, incluindo as mudanças evolutivas; e as interações de populações nas comunidades ecológicas.

4. Diferentes tipos de organismos representam diferentes papéis no funcionamento dos ecossistemas. As plantas, algas e algumas bactérias transformam a energia da luz do Sol em energia química armazenada. Os animais e os protozoários consomem formas biológicas de energia. Os fungos representam um papel importante na decomposição de material biológico e na regeneração de nutrientes no ecossistema. As bactérias são especialistas bioquímicos, capazes de executar tais transformações como a assimilação de nitrogênio e o uso de sulfeto de hidrogênio como fonte de energia.

5. Diferentes tipos de organismos podem formar parcerias mutuamente benéficas, como no caso das algas e fungos que constituem os liquens. Muitos organismos vivem parasiticamente sobre ou dentro de outros organismos, alimentando-se dos nutrientes ou tecidos de seus hospedeiros e frequentemente causando doenças.

6. Um *habitat* de um indivíduo é o lugar onde ele vive. O conceito de *habitat* enfatiza a estrutura e as condições do ambiente. O nicho de um indivíduo inclui o conjunto de condições que ele pode tolerar e as formas de vida que pode assumir — isto é, seu papel funcional no sistema natural.

7. Os processos e estruturas ecológicas têm escalas características de tempo e espaço. Em geral, as escalas de padrões e processos no tempo e no espaço estão correlacionadas; grandes sistemas tendem a mudar mais lentamente do que pequenos sistemas.

8. Os sistemas ecológicos são governados por um pequeno número de princípios ecológicos básicos. Os sistemas ecológicos funcionam dentro de restrições físicas e químicas que governam as transformações de energia. Além disso, todos os sistemas ecológicos trocam matéria e energia com a sua vizinhança. Quando as entradas e saídas estão equilibradas, diz-se que o sistema está num estado estacionário dinâmico.

9. Todos os sistemas ecológicos vivos devem gastar energia para manter sua integridade. Os organismos devem gastar energia para repor a energia e a matéria que eles perdem por meio de processos naturais.

10. Todos os sistemas ecológicos estão sujeitos a mudança evolutiva, que resulta da sobrevivência e reprodução diferenciada nas populações de indivíduos que apresentam diferentes atributos determinados geneticamente. Como consequência da seleção natural, os organismos apresentam adaptações de estrutura e função que os ajustam às condições de seus ambientes.

11. Os ecólogos empregam diversas técnicas de estudo dos sistemas naturais. As mais importantes destas são a observação, o desenvolvimento de hipóteses para explicar as observações e o teste daquelas hipóteses. Os experimentos são uma ferramenta importante para testar as hipóteses. Quando os sistemas naturais não se prestam eles mesmos prontamente à experimentação, os ecólogos podem trabalhar com microcosmos ou modelos matemáticos.

12. Os humanos representam um papel dominante no funcionamento da biosfera, e as atividades humanas criaram uma crise ambiental de proporções globais. Resolver nossos problemas ambientais agudos exigirá a compreensão dos princípios da Ecologia e suas aplicações nas esferas de ação política, econômica e social.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que os ecólogos consideram organismo e ecossistemas como sistemas ecológicos?

2. Quais são os processos e estruturas únicos examinados ao assumir as abordagens de organismo, população, comunidade e ecossistema para estudar Ecologia?

3. Como diferem as fontes de energia adquiridas pelas plantas, animais e fungos?

4. Compare e confronte o *habitat* de um organismo com seu nicho.

5. Qual é a relação entre a frequência de mudança nas condições ambientais e a extensão espacial de mudança?

6. Descreva como os sistemas ecológicos são governados pelos princípios gerais da Física e da Biologia.

7. No Hemisfério Norte muitas espécies de aves voam para o sul durante os meses de outono. Proponha uma causa próxima e uma causa última para este comportamento.

8. Quando manipulações experimentais são conduzidas para testar uma hipótese, qual é o propósito de se incluir o controle?

9. De que forma as manipulações experimentais se diferenciam dos experimentos naturais e dos de microcosmo?

10. Como pode o nosso conhecimento dos sistemas ecológicos ajudar os humanos a manejar estes sistemas?

LEITURAS SUGERIDAS

Barel, C. D. N. et al. 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature* 315:19–20.

Bartholomew, G. A. 1986. The role of natural history in contemporary biology. *BioScience* 36:324–329.

Berner, R. A. et al. 2003. Phanerozoic atmospheric oxygen. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31:105–134.

Booth, W. 1988. Reintroducing a political animal. *Science* 241:156–158.

Cohn, J. P. 1998. Understanding sea otters. *BioScience* 48(3):151–155.

Cronon, W. (ed.). 1996. *Uncommon Ground: Rethinking the Human Place in Nature.* W. W. Norton, New York.

Estes, J. A. et al. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore systems. *Science* 282:473–476.

Franklin, J. F., C. S. Bledsoe, and J. T. Callahan. 1990. Contributions of the Long-Term Ecological Research Program. *BioScience* 40:509–523.

Goldschmidt, T., F. Witte, and J. Wanink. 1993. Cascading effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology* 7:686–700.

Harley, J. L. 1972. Fungi in ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 41:1–16.

Kitchell, J. F. et al. 1997. The Nile perch in Lake Victoria: Interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications* 7(2):653–664.

Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited—mechanistic models and community context. *Ecology* 76:1371–1382.

Marquis, R. J., and C. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75:2007–2014.

McIntosh, R. P. 1985. *The Background of Ecology: Concept and Theory.* Cambridge University Press, Cambridge.

Nichols, F. H. et al. 1986. The modification of an estuary. *Science* 231:567–573.

Price, P. W. 1996. Empirical research and factually based theory: What are their roles in entomology? *American Entomologist* 42(2):209–214.

Reisewitz, S. E., J. A. Estes, and C. A. Simenstad. 2006. Indirect food web interactions: Sea otters and kelp forest fishes in the Aleutian archipelago. *Oecologia* 146(4):623–631.

Schneider, D. C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* 51(7):545–553.

Sinclair, A. R. E., and J. M. Frywell. 1985. The Sahel of Africa: Ecology of a disaster. *Canadian Journal of Zoology* 63:987–994.

Urban, D. L., R. V. O'Neill, and H. H. Shugart, Jr. 1987. Landscape ecology. *BioScience* 37:119–127.

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life.* W. W. Norton, New York.

Worster, D. 1994. *Nature's Economy.* Cambridge University Press, Cambridge.

CAPÍTULO 2

Adaptações ao Ambiente Físico: Água e Nutrientes

As baleias jubarte normalmente mergulham a uma profundidade de 500 metros, permanecendo abaixo da superfície por mais de uma hora à procura de peixes, lulas e outros itens alimentares que são encontrados nestas profundidades. Como todos os mamíferos, elas respiram ar para obter oxigênio. Ao mergulhar, contudo, precisam contar com o oxigênio armazenado no seu corpo. Poderia parecer surpresa que muito pouco desse oxigênio se encontra nos pulmões. A maioria dele está ligada às células da hemoglobina no sangue, ou a uma molécula de armazenamento de oxigênio semelhante, a mioglobina, nos músculos. Enquanto embaixo da água, os mamíferos de mergulho profundo reduzem seu metabolismo consideravelmente reduzindo seu fluxo de sangue para os órgãos não vitais, como a pele, as vísceras, os pulmões, os rins e os músculos (que têm seu próprio suprimento de oxigênio ligado à mioglobina); o fluxo sanguíneo é mantido primordialmente para o cérebro e para o coração. Consequentemente, a temperatura de todos os órgãos, exceto nos poucos órgãos-chave, cai, o coração diminui seu batimento e a demanda por oxigênio se reduz a um mínimo.

Se pouco oxigênio já é um desafio enfrentado pelos mamíferos de mergulho profundo, outro é se manter aquecido. A maioria destes mamíferos vive em águas frias, incluindo a foca-de-weddell, nativa das águas antárticas (Fig. 2.1), e estão bem isolados por uma grossa camada de gordura sob a pele, que reduz a condução de calor gerado pelos seus órgãos internos para as águas circundantes. Diferentes dos mamíferos, as aves mergulhadoras, tais como o pinguim-de-adélie, estão isoladas contra o frio pelo ar aprisionado em sua plumagem. Embora o ar seja um ótimo isolante, ele também cria um problema para os animais mergulhadores porque aumenta sua flutuabilidade. Imagine tentar mergulhar embaixo da água usando uma jaqueta inflável! De fato, um pinguim gasta a maior parte de sua energia durante um mergulho para vencer o empuxo positivo. O ar aprisionado também aumenta o volume do pinguim, e portanto seu atrito entre a água e o corpo. À medida que o pinguim mergulha mais fundo, contudo, a pressão da água compensa o ar na plumagem. Com a redução do volume, o empuxo e o arrasto também diminuem até os 60 metros de profundidade (onde a pressão é 6 vezes aquela da superfície), o pinguim tem a mesma densidade que a água do

(a)

(b)

FIG. 2.1 A foca-de-weddell e o pinguim-de-adélie são excelentes mergulhadores. (a) A foca-de-weddell (*Leptonychotes weddellii*), embora desajeitada em terra, pode mergulhar a mais de 500 m de profundidade e permanecer submersa por até 1h 20min. (b) O pinguim-de-adélie (*Pygoscelis adeliae*) precisa sobrepujar o empuxo de sua plumagem para afundar, mas este empuxo também permite a ele subir com rapidez. Fotografia (a) de R. E. Ricklefs; fotografia (b) de Roland Seitre/Peter Arnold.

mar e um empuxo neutro. No fim do mergulho, à medida que o pinguim nada para cima, o ar aprisionado na sua plumagem se expande, e seu empuxo positivo agora o propele em direção à superfície rápido o bastante para permitir que ele salte sobre o gelo por cerca de 1 metro ou mais acima da superfície.

Estes limites aeróbicos e hidrodinâmicos confrontando os mamíferos e as aves mergulhadoras ilustram algumas das formas pelas quais os organismos estão restringidos por seus ambientes físicos. Neste capítulo, exploraremos caminhos nos quais as propriedades da água tanto suportam quanto restringem animais e plantas, aquáticos e terrestres. Estas propriedades também determinam a evolução das adaptações. A tendência dos organismos em se adaptar aos seus ambientes nos ajuda a compreender por que eles são encontrados em condições às quais estão adaptados melhor. Antes de tudo, as baleias são completamente indefesas fora da água!

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A água tem muitas propriedades favoráveis à vida
- Muitos nutrientes inorgânicos estão dissolvidos na água
- As plantas obtêm água e nutrientes do solo pelo potencial osmótico de suas células radiculares
- As forças geradas pela transpiração ajudam a mover a água das raízes para as folhas
- O equilíbrio de sal e o de água passam de mão em mão
- Os animais devem excretar o excesso de nitrogênio sem perder muita água

Frequentemente falamos das coisas vivas e não vivas como opostas. Mas embora possamos facilmente distinguir as duas, a vida não existe isoladamente do seu ambiente abiótico. A vida depende do mundo físico. A água é o meio básico da vida, e a energia supre os processos da vida. De fato, os organismos eles próprios são sistemas físicos, assim como os sistemas biológicos.

Os organismos por sua vez afetam o mundo físico: os solos, a atmosfera, os lagos e os oceanos e muitas rochas sedimentares devem suas propriedades em parte às atividades dos organismos. Muitas condições favoráveis ao desenvolvimento e manutenção da vida dependem das atividades dos organismos vivos. O oxigênio na atmosfera, por exemplo, deve sua existência aos microorganismos fotossintéticos primordiais na história da vida e, mais tarde, às plantas. Hoje, pela primeira vez na história da Terra, uma única espécie é capaz de modificar significativamente o mundo físico durante a duração de vida de um único indivíduo. Esta realização soberba dos humanos causando um impacto global realça a relação íntima entre os domínios físicos e biológicos.

Embora eles sejam distintos dos sistemas puramente abióticos, os organismos, apesar de tudo, funcionam dentro dos limites impostos pelas leis físicas. O mundo físico proporciona contexto para a vida, mas também restringe sua expressão. A vida existe fora de equilíbrio com o mundo físico. Os sistemas biológicos devem usar energia para contrapor as forças físicas da gravidade, do fluxo de calor, da difusão e da reação química.

A distinção mais importante entre os sistemas biológicos e abióticos é que os organismos vivos têm uma existência com propósito. Suas estruturas, processos fisiológicos e comportamentos, moldados pelas respostas evolutivas à seleção natural, estão direcionados para a procura de energia e recursos, que são em última instância usados para produzir descendentes. Certamente a vida é limitada pela química e pela física, assim como a arquitetura é limitada pelas propriedades dos materiais de construção. Contudo, como nos sistemas biológicos, o propósito do projeto de uma construção não está relacionado com, e transcende, a qualidade dos tijolos e do cimento.

Na análise final, a vida é uma parte única do mundo físico, mas existe num estado de constante tensão com as suas vizinhanças físicas. Os organismos em última instância recebem sua energia da luz do Sol e seus nutrientes do solo e da água, e devem tolerar extremos de temperatura, umidade, salinidade e outros fatores físicos de suas redondezas. Neste capítulo e no próximo, exploraremos alguns destes atributos do mundo físico que são mais consequentes para a vida. Como os processos da vida acontecem num ambiente físico e como a água constitui a maior porção de todos os organismos, a água parece ser um tema lógico para começar.

A água tem muitas propriedades favoráveis à vida

A água é abundante na maior parte da superfície terrestre, e, dentro do intervalo de temperatura normalmente encontrado lá, é líquida. Como a água tem uma imensa capacidade de dissolver compostos inorgânicos, é um excelente meio para os processos químicos dos sistemas vivos. É difícil imaginar a vida em qualquer outra base que não seja a água. Nenhuma outra substância comum é líquida sob a maior parte das condições da superfície da Terra. Os organismos podem se mover somente porque o substrato aquoso da vida é fluido. Os gases são também fluidos, mas a densidade mais alta da água é necessária para atingir as concentrações de moléculas necessárias para reações químicas rápidas. Tente imaginar a vida num sólido rígido ou num fino gás.

As propriedades térmicas da água

A água permanece líquida sobre uma grande gama de temperaturas porque ela resiste às mudanças de temperatura. A temperatura da água permanece constante mesmo quando se remove ou se adiciona calor rapidamente, como pode acontecer na interface água–ar ou na superfície de um organismo. A água também resiste às mudanças entre seus estados sólido (gelo), líquido e gasoso (vapor de água). Mais de 500 vezes a energia gasta para elevar de 1°C sua temperatura é necessária para evaporá-la! O congelamento requer a remoção de 80 vezes tanto calor quanto o necessário para baixar de 1°C a temperatura da mesma água. Esta propriedade ajuda a manter solidamente congelados grandes corpos de água durante o inverno. Além disso, a água conduz calor rapidamente, e assim a energia térmica tende a se espalhar uniformemente através de um corpo de água, reduzindo ainda mais as mudanças locais na temperatura.

Uma outra propriedade curiosa da água, mas feliz, é que, enquanto a maioria das substâncias se torna mais densa em temperaturas mais frias, a água se torna menos densa à medida que se esfria abaixo de 4°C. Além disso, após esse congelamento a água se expande mais ainda e se torna ainda menos densa. Consequentemente, o gelo flutua (Fig. 2.2). Esta propriedade da água impede que o fundo dos lagos dos oceanos se congele e capacita as plantas e animais aquáticos a encontrarem refúgio lá no inverno.

FIG. 2.2 A água se expande e se torna menos densa à medida que se congela. Devido à densidade do gelo ser de 0,92 g/cm³ (apenas ligeiramente menor do que a da água líquida, que é de 1,0 g/cm³), este *iceberg* antártico flutua, porém mais de 90% de seu volume jaz abaixo da superfície do mar. Fotografia de R. E. Ricklefs.

A densidade e a viscosidade da água

Como a água é densa (800 vezes mais densa que o ar), ela proporciona suporte para os organismos, os quais, acima de tudo, são eles próprios feitos em sua maior parte de água. Mas a água também é viscosa, significando que ela resiste ao fluxo ou movimento de um corpo através dela. Estas propriedades físicas da água criam um ambiente favorável à vida, mas ao mesmo tempo impõe limites sobre suas formas e funcionamento.

Os organismos frequentemente lidam com tais limites, tirando vantagem das propriedades físicas das substâncias naturais ou pela exploração de princípios físicos. Por exemplo, os animais e as plantas contêm ossos, proteínas e outros materiais que são mais densos do que a água salgada e muito mais densos do que a água doce. Esses materiais poderiam fazer os organismos aquáticos afundar, não fosse por diversas variações de adaptações que reduzem sua densidade ou retardam sua taxa de afundamento. Muitas espécies de peixes têm uma vesícula natatória cheia de gás, cujo tamanho pode ser ajustado para fazer a densidade do corpo igual àquela da água circundante. Algumas grandes algas têm bulbos cheios de gás que fazem flutuar suas folhas em direção às águas superficiais iluminadas pelo sol (veja Fig. 1.16). No outro extremo do espectro de tamanho, muitas das algas microscópicas unicelulares que flutuam em grandes números nas superfícies de água dos lagos e oceanos usam gotas de óleo como dispositivos flutuadores. Com 90%–93% da densidade da água pura, estas gotas compensam a natural tendência das células algais em afundar (Fig. 2.3).

A alta viscosidade da água retarda o movimento; assim, não é surpresa que animais aquáticos de movimento rápido desenvolveram formas longilíneas, que reduzem o atrito encontrado ao se moverem através de um meio denso e viscoso (Fig. 2.4). À medida que os animais se tornam menores, o *momentum* de seu movimento diminui em relação à viscosidade da água. Uma pequena pulga-da-água, vista da perspectiva humana, parece estar nadando no melado. Mas o que impede o nado também im-

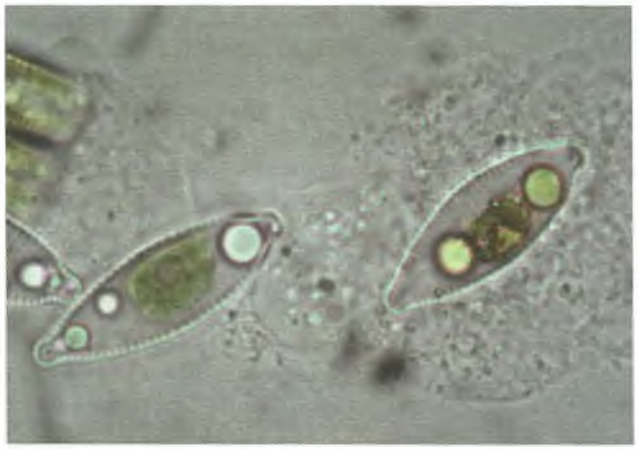


FIG. 2.3 As gotinhas de óleo nestas células algais proporcionam flutuação. Fotografia de Larry Jon Friesen/Saturdaze.

FIG. 2.4 Formas alongadas reduzem o atrito na água. Os corpos lisos da barracuda (*Sphyraena*) permitem-lhe nadar rapidamente através da água com um gasto de energia relativamente pequeno. Fotografia de Larry Jon Friesen/Saturdaze.

FIG. 2.5 Apêndices impedem que pequenos animais marinhos afundem. Estas projeções longas, filamentosas e penadas do corpo de um crustáceo planctônico marinho retardam seu afundamento. Fotografia de Image Quest 3-D.

pede o afundamento. Muitos pequenos animais marinhos desenvolveram longos apêndices filamentosos que tiram vantagem da viscosidade da água para retardar o afundamento (Fig. 2.5), assim como o paraquedas reduz a queda de um corpo através do ar.

Muitos nutrientes inorgânicos estão dissolvidos na água

Os organismos demandam diversos elementos químicos para construir estruturas biológicas necessárias e manter os processos da vida (Tabela 2.1). Os elementos que eles demandam em maiores quantidades são o hidrogênio, o carbono e o oxigênio, que são elementos dos carboidratos. Os organismos também demandam quantidades variáveis de nitrogênio, fósforo, enxofre, potássio, cálcio, magnésio e ferro. Certos organismos também precisam de outros elementos em quantidade. Por exemplo, as diatomáceas constroem suas conchas vitrificadas a partir desses silicatos (Fig. 2.6); os tunicados, invertebrados marinhos sésseis, acumulam vanádio em altas concentrações, possivelmente como uma defesa contra os predadores; as bactérias fixadoras de nitrogênio requerem molibdênio como uma parte da enzima que usam para assimilar nitrogênio da atmosfera. Os animais em última instância adquirem esses nutrientes das plantas, e as plantas adquirem a maioria deles da água.

A capacidade solvente da água

A água tem uma impressionante capacidade de dissolver diversas substâncias, tornando-as acessíveis aos sistemas vivos e proporcionando um meio no qual podem reagir para formar novos compostos. A água é um solvente poderoso porque suas moléculas são fortemente atraídas para muitos sólidos. Alguns compostos sólidos consistem em átomos eletricamente carregados ou grupos de átomos chamados **íons**. Por exemplo, o sal comum de mesa, cloreto de sódio (NaCl), contém íons de sódio positivamente carregados (Na^+) e íons de cloreto negativamente carregados (Cl^-). No estado sólido, eles estão arranjados bem próximos numa rede cristalina. Na água, contudo, a rede cristalina se dissolve. Os íons de sódio e cloreto eletricamente carregados são fortemente atraídos pelas moléculas de água, elas próprias com cargas positivas e negativas. De fato, essas forças de atração são mais fortes do que as que retêm os cristais de sal unidos. Assim, os cristais rapidamente se separam em seus componentes

TABELA 2.1 Principais nutrientes requeridos pelos organismos e algumas de suas funções primárias

Elemento	Função
Nitrogênio (N)	Componente estrutural de proteínas e ácidos nucleicos
Fósforo (P)	Componente estrutural de ácidos nucleicos, fosfolipídios e ossos
Enxofre (S)	Componente estrutural de muitas proteínas
Potássio (K)	Maior parte dos solutos em células animais
Cálcio (Ca)	Componente estrutural de ossos e de material entre células de madeira; regulador da permeabilidade celular
Magnésio (Mg)	Componente estrutural de clorofila; envolvido nas funções de muitas enzimas
Ferro (Fe)	Componente estrutural da hemoglobina e de muitas enzimas
Sódio (Na)	Maior parte dos solutos animais em fluidos extracelulares

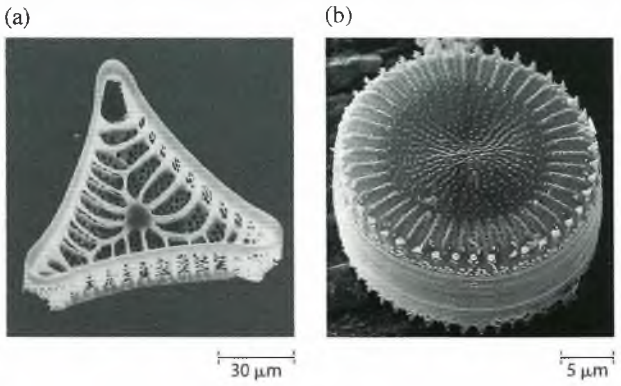


FIG. 2.6 As diatomáceas usam silicatos para construir suas conchas. As conchas externas vitrificadas destes protistas fotossintéticos assumem diversas formas, como mostrado por esta seleção de micrografias escaneadas de (a) *Entogonia* e (b) *Cyclotella*. Fotografia (a) de F. Rossi; fotografia (b) de Ann Smith/Photo Researchers.

iônicos quando cercados por moléculas de água — uma outra forma de dizer que o sal se dissolve.

As propriedades solúveis poderosas da água são responsáveis pela presença de minerais nas correntes, rios, lagos e oceanos. O vapor de água na atmosfera se condensa para formar nuvens e, por fim, precipitação (chuva e neve). Quando ela se condensa, a água está praticamente pura, exceto por gases atmosféricos dissolvidos (principalmente nitrogênio, hidrogênio e dióxido de carbono). A água da chuva adquire alguns minerais das partículas de poeira e dos respingos dos oceanos na atmosfera à medida que cai. Quando flui sobre e sob o solo em direção ao oceano, adquire minerais adicionais das rochas e dos solos. A água chamada de "dura" tem altas concentrações de cálcio dissolvido. A água na maioria dos lagos e rios contém 0,01%–0,02% de minerais dissolvidos, muito menos do que a concentração média do oceano (3,4% por peso), nas quais os sais e outros minerais se acumularam ao longo de bilhões de anos.

O oceano funciona como uma grande destilaria, concentrando os íons à medida que a água carregada de minerais chega pelos córregos e rios e ela pura evapora de sua superfície. Aqui, a concentração de alguns elementos, particularmente o cálcio, atinge os limites estabelecidos pela solubilidade máxima dos compostos que forma. Nos oceanos, os íons de cálcio (Ca^{2+}) logo se combinam com o dióxido de carbono dissolvido para formar carbonato de cálcio, solúvel somente até o limite de 0,014 grama por litro (g por L) de água ou 0,0014% de peso. Sua concentração nos oceanos atingiu este nível éons atrás, e assim o excesso de carbonato de cálcio formado a partir dos íons de cálcio penetrando no oceano a cada ano se precipitou para formar os sedimentos calcários (Fig. 2.7). Esta reação serve como um importante sorvedouro para o dióxido de carbono. No outro extremo, a solubilidade dos compostos de sódio, como o cloreto de sódio (360 g por L) e o bicarbonato de sódio (69 g por L), excede em muito a concentração de sódio na água do mar (cerca de 10 g por L no presente). A maioria do cloreto de sódio penetrando nas bacias oceânicas permanece dissolvido, tal que a concentração deste composto na água do mar continua a aumentar através do tempo geológico.

Os íons de hidrogênio nos sistemas ecológicos

Entre as substâncias dissolvidas na água os íons de hidrogênio (H^+) merecem uma especial atenção porque são extremamente reativos. Em altas concentrações, eles afetam as atividades da maioria das enzimas e têm outras consequências geralmente negativas para os processos da vida. Eles também representam um papel crucial ao dissolverem minerais das rochas e dos solos.

A concentração de íons de hidrogênio numa solução é denominada de sua **acidez**. A acidez é normalmente medida pelo **pH**, que é o negativo do logaritmo comum da concentração de íon de hidrogênio, medida por moles por litro (Fig. 2.8). Na água pura, em qualquer tempo, uma pequena fração de moléculas de água (H_2O) está dissociada nos seus íons de hidrogênio (H^+) e hidróxido (OH^-). O pH da água pura, definido como o pH neutro, é 7, o que significa que a concentração de íons de hidrogênio é de 10^{-7} (0,0000001) moles por litro, ou um décimo milionésimo de um grama por quilograma de água. Por outro lado, ácidos fortes, como o ácido sulfúrico (H_2SO_4) e o hidroclorídrico (HCl), se dissociam quase completamente quando dissolvidos na água. Em altas concentrações, esses ácidos podem produzir valores de pH que se aproximam de 0, isto é, 1 mole (o equivalente de 1 g) de H^+ por litro. O ácido no seu estômago tem um pH de 1 (0,1 mole por litro). A maioria das águas naturais contém ácidos fracos, tais como ácido carbônico (H_2CO_3) formado quando o CO_2 atmosférico se dissolve na água. Tendem a possuir valores de pH próximos ao neutro. Algumas águas naturais são de algum modo básicas, ou alcalinas (pH>7), possuindo um excesso de

FIG. 2.7 Calcário é formado por carbonato de cálcio. O sedimentos calcários que formam muitas montanhas representam carbonato de cálcio precipitado de soluções em mares rasos. Fotografia de Larry Jon Friesen/Saturdaze.

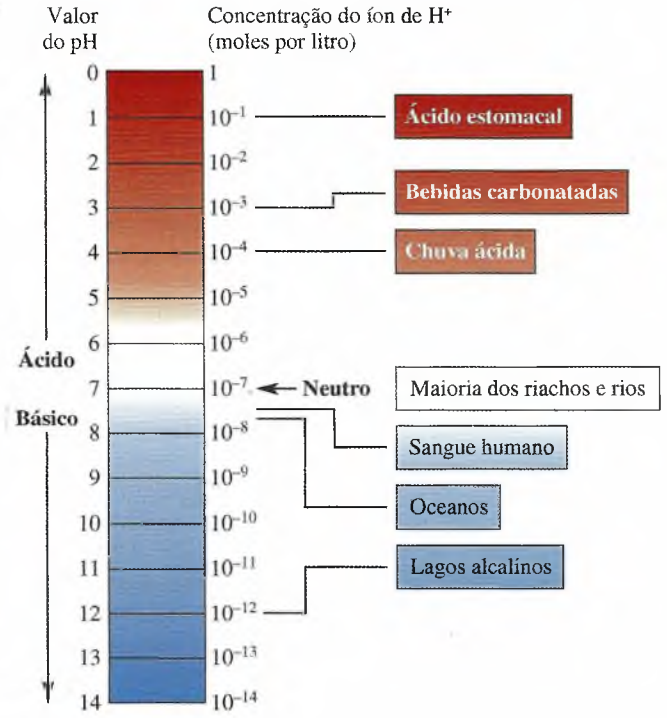


FIG. 2.8 A escala de pH de concentração do íon de hidrogênio se estende de 0 (altamente ácido) a 14 (altamente alcalino).

OH^- em relação ao H^+. A variação normal de pH nas águas naturais está entre 6 e 9, embora pequenos lagos e correntes em regiões com chuva ácida ou as quais são poluídas por ácido sulfúrico que percola de resíduos de mineração de carvão possam alcançar valores de pH tão baixos quanto 4.

Os íons de hidrogênio, devido à sua alta reatividade, dissolvem minerais das rochas e dos solos, intensificando as propriedades solúveis naturais da água. Por exemplo, na presença de íons de hidrogênio, o carbonato de cálcio no calcário se dissolve prontamente, de acordo com a reação química

$$H^+ + CaCO_3 \rightarrow Ca^{2+} + HCO_3^-$$

Os íons de cálcio são importantes para os processos da vida, e sua presença em altas concentrações é vital aos organismos, tais como os caracóis que formam conchas feitas de carbonato de cálcio. De fato, os moluscos são menos abundantes em correntes e lagos pobres de nutrientes. Assim, os íons de hidrogênio são essenciais para tornar certos nutrientes disponíveis para os processos da vida. Contudo, esta mesma reatividade dos íons de hidrogênio ajuda a dissolver os metais pesados altamente tóxicos, como o arsênico, o cádmio e o mercúrio. Quando tornados solúveis em águas naturais, estes metais são degradantes para os processos da vida.

As plantas obtêm água e nutrientes do solo pelo potencial osmótico de suas células radiculares

As plantas adquirem os nutrientes inorgânicos de que precisam — diferentes do oxigênio, carbono e algum nitrogênio — na forma de íons dissolvidos na água ou no solo em torno de suas raízes. O nitrogênio existe no solo como amônia (NH_4^+) e íons de nitrato (NO_3^-); o fósforo, como íons de fosfato (PO_4^{3-}); e o cálcio e o potássio, como seus íons elementais Ca^{2+} e K^+, respectivamente. A disponibilidade destes e de outros nutrientes inorgânicos varia com a sua forma química no solo e com a temperatura, acidez e presença de outros íons. A escassez (relativa à necessidade) de nutrientes inorgânicos frequentemente limita o crescimento da planta. O fósforo, em particular, muitas vezes limita a produção da planta nos ambientes terrestres; mesmo quando o fósforo é abundante, a maioria dos compostos que ele forma no solo não se dissolve facilmente. Teremos muito mais a dizer sobre a assimilação de nutrientes pelas plantas nos capítulos posteriores.

A estrutura do solo e a capacidade de reter água

A maioria das plantas terrestres obtém a água de que precisam do solo. A quantidade de água no solo e sua disponibilidade para as plantas variam com a estrutura física do solo. Devido às suas cargas elétricas, as moléculas de água se prendem umas às outras pela ligação do hidrogênio (a base para a tensão superficial) e às superfícies das partículas do solo (uma tendência conhecida como atração capilar). A atratividade é a razão pela qual o solo é capaz de reter água. Quanto mais área de superfície o solo tem por unidade de volume, mais água consegue reter.

Os **solos** consistem em partículas de argila, silte e areia, assim como partículas de material orgânico em proporções variadas. As partículas de argila são as menores, em tamanhos abaixo de 0,002 mm de diâmetro; partículas de silte podem variar de 0,002 até 0,05 mm de diâmetro; as partículas de areia são as maiores, mais do que 0,05 mm. Devido à área superficial total das partículas num dado volume de solo aumentar com o decréscimo do tamanho das partículas, os solos com argila e silte abundantes retêm mais água do que a areia grossa, através da qual a água drena rapidamente (Fig. 2.9). Contudo, como as partículas de argila são menores e retêm água mais fortemente, menos água se torna disponível para as plantas num solo argiloso do que naquele com uma mistura de partículas de diferentes tamanhos, normalmente chamado de franco.

As raízes das plantas facilmente assimilam a água que se aglutina de forma frágil às partículas do solo. Mas próximo às superfícies das partículas de solo a água se adere fortemente por meio de forças poderosas de atração. A intensidade das forças

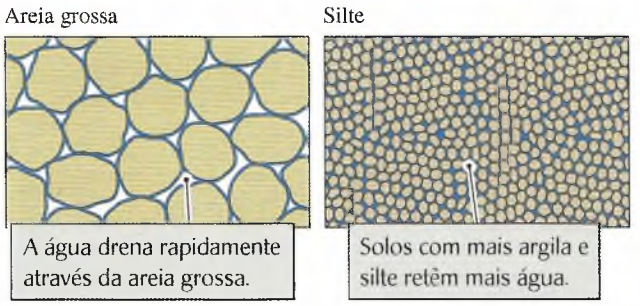


FIG. 2.9 Solos com partículas menores retêm mais água. Solos com partículas maiores têm espaços grandes entre elas que não são completamente preenchidos com água pela capacidade de campo. Solos com partículas muito pequenas retêm mais água, mas elas seguram com tanta força que a disponibilidade de água para as plantas fica reduzida.

de atração que retém a água no solo é chamada de **potencial de água** do solo. A maior parte deste potencial de água é gerado pela atração da água às superfícies das partículas do solo — a matriz do solo — e assim é muitas vezes denominado de **potencial mátrico**. Como veremos abaixo, as plantas devem também sobrepujar a atração da gravidade e a difusão da água das raízes para o solo devido à presença de substâncias dissolvidas na água do solo.

Por convenção, a água pura é definida como tendo um potencial de zero. A água sempre se move de um potencial de água mais alto para o mais baixo. O solo tem um potencial de água negativo porque atrai água de uma solução pura, com um potencial de água zero. Consequentemente, as plantas devem desenvolver um potencial de água mais baixo do que o do solo para sobrepujar o potencial mátrico e extrair água. Os cientistas de solo quantificam o potencial de água em unidades de pressão, comumente o megapascal (MPa). Para referência, a pressão atmosférica padrão na superfície da Terra é aproximadamente um décimo de megapascal (0,1 MPa).

O potencial mátrico é maior exatamente nas superfícies das partículas do solo e menor à medida que se afasta delas. A água retida por um potencial mátrico de menos do que cerca de −0,01 MPa sai do solo sob a força da gravidade e se junta às águas subterrâneas nas fendas das rochas abaixo. A água drena através dos interstícios entre grandes partículas de solo se seus interstícios forem maiores do que 0,005 mm (cinco milésimos de milímetro!) de suas superfícies. A quantidade de água retida contra a gravidade por um potencial mátrico de −0,01 MPa é chamada de **capacidade de campo** do solo. A capacidade de campo representa a quantidade máxima de água disponível para uma planta num solo bem drenado. Quanta água é esta? Imagine uma partícula de argila com um diâmetro de 0,01 mm aumentada até o tamanho desta página (×25.000). O filme de água retido na capacidade de campo teria espessura igual à metade da espessura desta página. O volume de água retido na capacidade de campo do solo varia de cerca de 10% do volume total do solo para solos arenosos até 50% para solos dominados por finas partículas de argila.

À medida que o solo seca, a água remanescente é mantida ainda mais fortemente devido a uma maior proporção daquela água que circula próxima às superfícies das partículas do solo. Os solos com potenciais de água tão baixos quanto −10 MPa são muito secos. A maioria das plantações pode extrair água dos solos com potenciais tão baixos quanto −1,5 MPa. Em potenciais de água mais baixos as plantas definham, mesmo que alguma água ainda permaneça no solo. Os agrônomos e os ecólogos se referem ao potencial de água de −1,5 MPa como **coeficiente de murchamento** ou **ponto de murchamento** do solo. Esta é apenas uma regra geral, contudo, porque muitas espécies adaptadas à seca podem extrair a água de solos ainda mais secos.

O potencial osmótico e a assimilação de água pelas plantas

A água no ambiente, e nos organismos, contém substâncias dissolvidas, chamadas de **solutos**, que influenciam a difusão das moléculas de água. As plantas tiram vantagens da tendência da água em se mover de regiões de baixa concentração de soluto para regiões de alta concentração de soluto (Fig. 2.10). Quando o fluido numa célula tem uma alta concentração de íons e outros solutos (e assim um baixo potencial de água), a água tende a se mover do ambiente circundante para dentro da célula. Esse processo é chamado de **osmose**. A força com a qual uma solução aquosa atrai água por osmose é conhecida como seu **potencial osmótico**. Como o potencial mátrico do solo, o potencial osmótico é expresso em unidades de pressão. É o potencial osmótico nas raízes das árvores que faz a água entrar nas raízes a partir do solo contra a atração das partículas do solo e a força da gravidade puxando para baixo.

Um fator complicador é que os íons e outros solutos se escondem através da água de regiões de alta concentração de so-

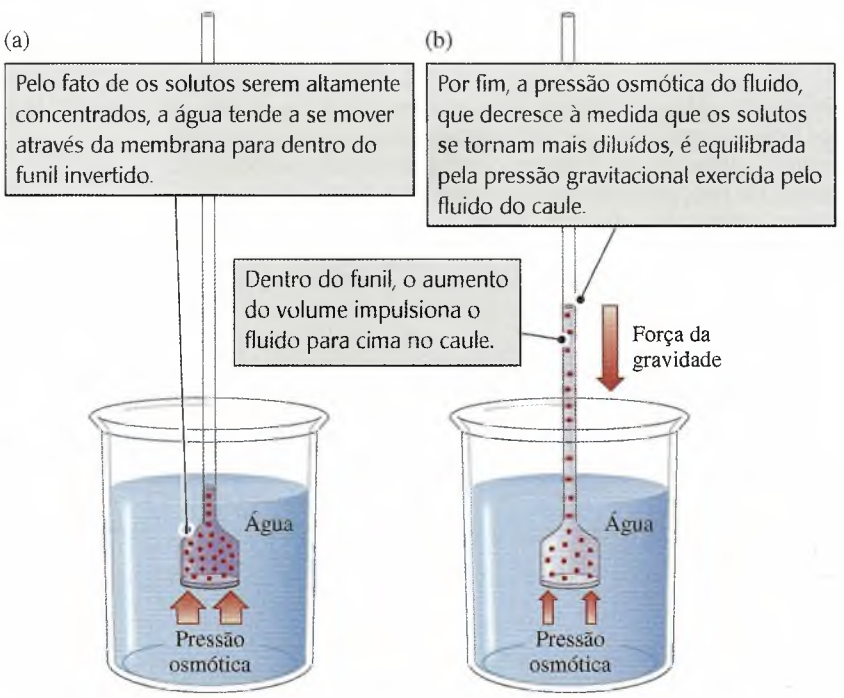


FIG. 2.10 Solutos enclausurados dentro de uma membrana que é permeável à água criam um potencial osmótico. As raízes das plantas usam este princípio para tirar água do solo e para desenvolver pressão osmótica suficiente para empurrar a água para cima pelo caule.

luto para regiões de baixa concentração. Assim, à medida que a água entra na célula, os solutos tendem a se mover para fora. Em algum momento, as concentrações de soluto dentro das células e na água das circunvizinhanças entrariam em equilíbrio. Neste ponto, os potenciais osmóticos da célula e suas vizinhanças seriam iguais, e não haveria movimento líquido de água através da membrana celular. As células impedem esta equalização de potencial osmótico de duas formas. Primeiro, uma membrana celular pode ser **semipermeável**, significando que algumas pequenas moléculas e íons podem se difundir através dela, mas as grandes não. Muitos carboidratos e proteínas são muito grandes para passar através dos polos de uma membrana celular, e assim permanecem dentro da célula e ajudam a manter o seu baixo potencial de água. Segundo, as membranas celulares podem transportar íons e pequenas moléculas ativamente contra um gradiente de concentração para manter suas concentrações dentro da célula. Este **transporte ativo** exige gasto de energia.

O potencial osmótico gerado por uma solução aquosa depende da concentração do seu soluto. Mais especificamente, depende do número de moléculas ou íons de soluto por volume de solução. Assim, uma dada massa de uma pequena molécula de solutos gera um potencial osmótico maior do que a mesma massa de uma molécula maior. Você se lembrará, do seu curso introdutório de química, de que a concentração das moléculas na solução é expressa em termos de peso molecular, ou moles por litro. Por exemplo, o açúcar glicose ($C_6H_{12}O_6$) tem um peso molecular de 180, e assim com uma solução 1 molar contém 180 gramas de glicose por litro de água. O aminoácido alanina ($C_3H_7NO_2$) tem um peso molecular de 89, e assim a mesma massa daquela substância por litro de água conteria duas vezes mais moléculas e teria duas vezes o potencial osmótico da glicose.

As plantas que crescem no deserto e ambientes salinos podem reduzir o potencial de água de suas raízes até um ponto tão baixo quanto −6 MPa, dessa forma sobrepujando os potenciais de água do solo até −6 MPa, aumentando as concentrações de aminoácidos, carboidratos ou ácidos orgânicos em suas células radiculares. Elas pagam um alto preço metabólico, contudo, para manter essas altas concentrações das substâncias dissolvidas.

As forças geradas pela transpiração ajudam a mover a água das raízes para as folhas

O potencial osmótico drena a água do solo para as células das raízes das plantas. Mas como a água vai das raízes até as folhas? As plantas conduzem a água até suas folhas através dos elemen-

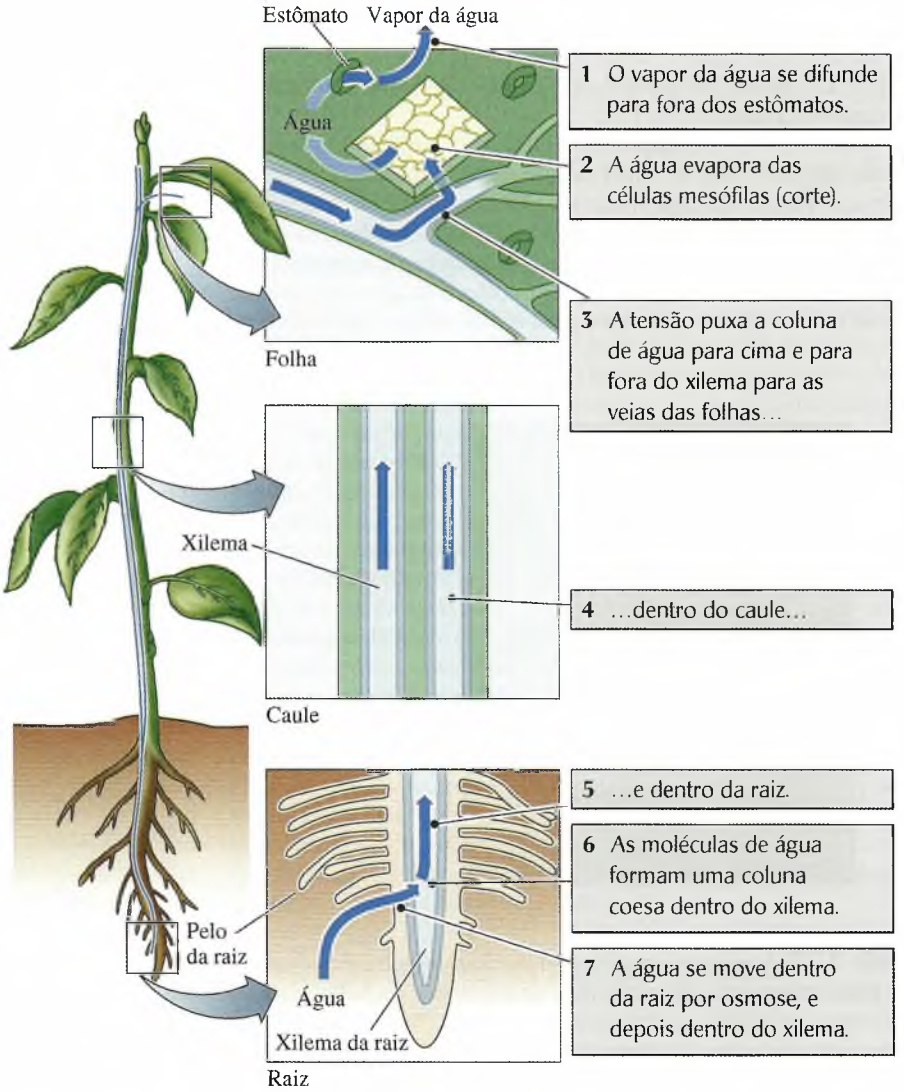


FIG. 2.11 A teoria da coesão–tensão explica o movimento da água das raízes para as folhas de uma planta. O potencial de água que puxa a água para cima é gerado pela transpiração.

tos do xilema, que são remanescentes ocos de células de xilema no núcleo das raízes e dos caules, conectados em cada ponta para formar o equivalente a canos de água. O potencial osmótico das raízes que drena a água do solo para a planta cria uma **pressão de raiz** que força a água para dentro dos elementos no xilema. Contudo, esta pressão é contrabalançada pela gravidade e pelo potencial osmótico das células radiculares vivas, e no máximo pode elevar a água a uma altura de não mais do que 20 metros, muito menos do que as folhas das árvores mais altas.

As folhas, elas próprias, geram potencial de água quando a água evapora das superfícies das células foliares para os espaços de ar dentro das folhas, um processo conhecido como **transpiração**. A coluna de água no elemento de xilema é contínua, desde as raízes até as folhas, porque é mantida unida pelas ligações de hidrogênio entre as moléculas de água. Assim, baixos potenciais de água nas folhas podem literalmente puxar água para cima através dos elementos deste xilema contra o potencial osmótico das células radiculares vivas e a força da gravidade. O ar seco a 20°C tem o potencial de água de −133 MPa. O potencial de água nos espaços de ar dentro das folhas nunca é tão baixo, por causa do vapor de água retido, mas é baixo o bastante sob a maioria das condições para puxar água através das raízes dos xilemas e das folhas. Assim, a transpiração cria um gradiente contínuo de potencial de água tão alto quanto −2 até −5 MPa das superfícies das folhas em contato com a atmosfera até as raízes dos cílios radiculares em contato com a água do solo. Esta explicação do movimento da água das raízes até as folhas é conhecida como a **teoria da coesão–tensão** (Fig. 2.11).

Embora a transpiração gere uma força poderosa quando o solo atinge o ponto de murchamento, a água perdida das folhas de uma planta não pode mais ser substituída por nova água que se move para cima a partir das raízes. Para impedir uma perda maior de água das folhas, as plantas têm vários mecanismos para controlar a transpiração. A maioria das células no exterior de uma folha é coberta com uma gotícula cerosa que retarda a perda de água. A troca gasosa entre a atmosfera e o interior da folha ocorre através de pequenas aberturas da folha da superfície foliar, chamadas de **estômatos** (Fig. 2.12; muitos botânicos preferem o termo ***stomata***, singular ***stoma***, do latim para "boca"). Os estômatos são os pontos de entrada para o CO_2 e saída para a água escapando para a atmosfera pela transpiração. As plantas podem reduzir a perda de água fechando seus estômatos. À medida que o potencial de água da folha diminui, as assim chamadas células-guarda na porta de um estômato colapsam ligeiramente, o que faz com que se pressionem umas contra as outras e fechem a abertura. O fechamento dos estômatos impede um escape adicional de água, mas também impede que o dióxido de carbono exigido para a fotossíntese entre na folha. Tais compromissos são simplesmente um fato da vida.

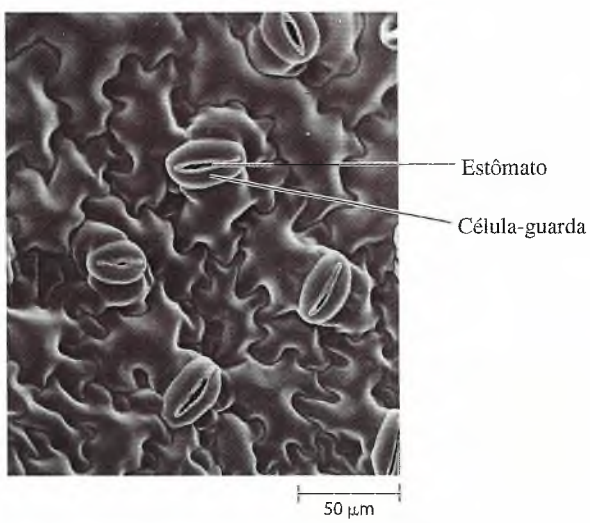


FIG. 2.12 As plantas controlam a perda de água pela abertura e pelo fechamento dos estômatos na superfície da folha. Cortesia de Michele McCauley, P. H. Raven, R. F. Evert e S. E. Eichorn, *Biology of Plants*, 6ª edição, W. H. Freeman and Company e Worth Publishers, Nova York (1999), p. 630.

O equilíbrio de sal e o de água passam de mão em mão

Para manter as quantidades adequadas de água e as substâncias dissolvidas em seus corpos, os organismos devem equilibrar as perdas com as entradas. Frequentemente, os organismos assimilam água com uma concentração de soluto que difere daquela de seus corpos; assim, devem ou adquirir solutos adicionais para preencher o déficit, ou se livrarem eles próprios do excesso de soluto. Quando a água evapora das superfícies de organismos terrestres para a atmosfera, os solutos são deixados para trás, e suas concentrações no corpo tendem a aumentar. Sob tais circunstâncias, os organismos devem excretar os excessos de sais para manter as concentrações adequadas em seus corpos. As concentrações de sal, que são muito altas, podem mudar a forma como as proteínas interagem com outras moléculas e romper funções celulares. Como os solutos determinam o potencial osmótico dos fluidos do corpo, os mecanismos que os organismos usam para manter um equilíbrio de sal adequado são denominados de **osmorregulação**.

Gerência do equilíbrio de sal pelas plantas

As plantas terrestres transpiram centenas de gramas de água para cada grama de matéria seca que acumulam no crescimento dos tecidos, e inevitavelmente assimilam sais dissolvidos junto com a água que passa por suas raízes. Quando as concentrações de sal na água do solo são altas, as plantas bombeiam o excesso de sal de volta para o solo por transporte ativo, através das superfícies de suas raízes, o que portanto funciona como os "rins" das plantas. Os manguezais são plantas que crescem nas áreas costeiras lodosas, inundadas diariamente pelas marés altas (Fig. 2.13). Não apenas este *habitat* impõe uma alta carga de sal, mas o alto potencial osmótico do ambiente de água salgada também torna difícil para as raízes assimilar água. Para combater estes problemas, muitos manguezais mantêm altas concentrações de solutos orgânicos — vários aminoácidos e pequenas moléculas de açúcar — em suas raízes e folhas para aumentar seu potencial osmótico. Além disso, as glândulas de sal nas folhas secretam sal por transporte ativo para a superfície externa da folha. Muitas espécies de manguezal também excluem os sais de suas raízes por transporte ativo. Devido a muitas destas adaptações imitarem aquelas das plantas de ambientes com escassez de água, o *habitat* de manguezal pode ser pensado como um deserto osmótico, embora as raízes das plantas estejam frequentemente imersas em água.

(a)

(b)

FIG. 2.13 O mangue tem adaptações para lidar com uma alta carga de salinidade. (a) As raízes dos mangues são imersas em água salgada na maré alta. (b) Glândulas especializadas nas folhas do mangue-branco (*Conocarpus erecta*) excretam sal, que precipita para fora da superfície da folha. Fotos de R. E. Ricklefs.

O equilíbrio de água e sal em animais terrestres

A água é tão importante para os animais como para as plantas. Os animais terrestres, com suas superfícies de troca gasosa internalizadas, são menos vulneráveis à perda de água respiratória do que as plantas, e como não estão continuamente imersos, como organismos aquáticos, têm pouco problema em reter os íons. Eles adquirem os íons minerais de que precisam na água que bebem, no alimento que comem e usam água para eliminar o excesso de sais na urina. Onde abunda água doce, os animais podem beber grandes quantidades para lavar os sais, que de outra forma se acumulariam no corpo. Onde a água é escassa, contudo, os animais devem produzir urinas concentradas para conservar água.

Como esperado, os animais do deserto têm rins campeões. Por exemplo, enquanto os rins humanos podem concentrar a maioria dos solutos na sua urina a cerca de 4 vezes os níveis contidos no seu plasma sanguíneo, os rins do rato-canguru produzem urina com concentrações de soluto até 14 vezes mais altas do que as do sangue. Contudo, como os íons de sódio e de cloreto participam do mecanismo pelo qual o rim do animal retém água, o rim não excreta estes íons de forma eficiente. Por isso, muitos animais que não têm acesso à água doce tem órgãos secretores de sal especializados, que trabalham com um princípio diferente daquele do rim, mais semelhante às glândulas salinas das plantas do manguezal. As "glândulas de sal" das aves e dos répteis, particularmente bem desenvolvidas em espécies marinhas, são na verdade glândulas de lágrimas modificadas, localizadas na órbita dos olhos, capazes de secretar uma solução de sal concentrado.

Estas adaptações ajudam os animais a equilibrar seu estoque de água, mas mesmo os animais aquáticos enfrentam desafios no manejo da água.

A exclusão da água em animais de água doce

O equilíbrio de água de animais aquáticos está continuamente ligado às concentrações de sais e outros solutos nos tecidos corporais e no ambiente. Os fluidos corporais de animais vertebrais, com um potencial osmótico de cerca de $-0{,}3$ a $-0{,}5$ MPa, ocupam uma posição intermediária entre a água doce (com o potencial osmótico próximo a zero) e a água salgada ($-1{,}2$ MPa). Assim, os tecidos dos peixes de água doce têm concentrações de sal maiores do que a da água circundante. Tais organismos, denominados de **hipertônicos**, tendem a ganhar água de suas vizinhanças e perder solutos.

Os peixes de água doce continuamente assimilam água por osmose através das superfícies de sua boca e guelras, que são os mais permeáveis dos seus tecidos expostos ao ambiente da água doce, assim como no seu alimento (Fig. 2.14). Para contrapor este influxo, o peixe elimina o excesso de água na sua urina. Se os peixes também retivessem esses solutos seletivamente, contudo, logo se tornariam sacos de água sem vida. Os rins dos peixes de água doce retêm sais pela remoção ativa de íons da urina, infundindo-os de volta na corrente sanguínea. Além disso, as guelras podem absorver íons seletivamente das águas circundantes e liberá-los na corrente sanguínea.

A retenção de água em animais marinhos

Os peixes marinhos são circundados por água com uma concentração de sal maior do que a de seus corpos; em outras palavras, eles são **hipotônicos**. Em consequência, tendem a perder água

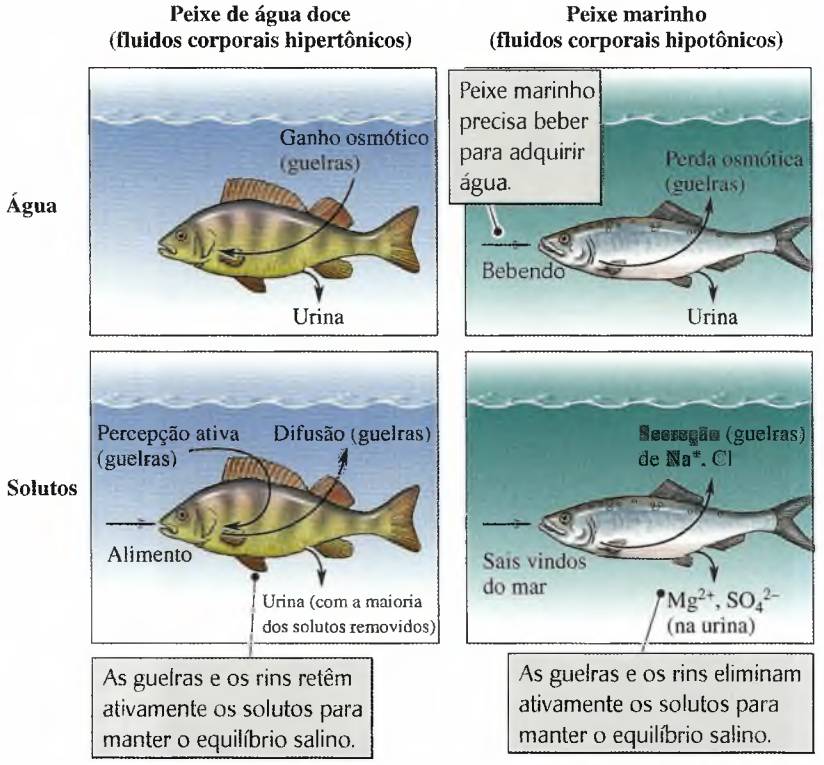


FIG. 2.14 As trocas de água e soluto diferem nos peixes de água doce e de água salgada. Os fluidos corporais dos peixes de água doce são hipertônicos (possuem uma alta concentração de sal em relação à água que os circunda), enquanto os dos peixes de água salgada são hipotônicos. As guelras e os rins do peixe eliminam ativamente ou retêm solutos para manter o equilíbrio salino. Peixes marinhos têm que beber para adquirir água. Segundo K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, Cambridge University Press, Cambridge (1975).

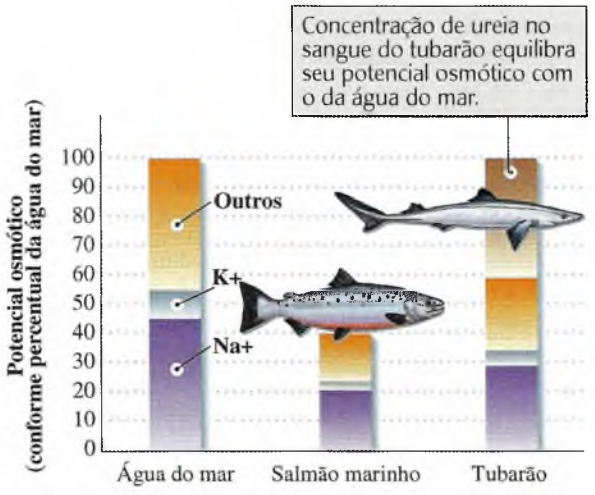


FIG. 2.15 Tubarões adaptam sua concentração total de soluto para a água doce. Sódio, potássio, ureia e outros solutos (a maioria íon de cloreto) contribuem diferentemente para o potencial osmótico da água do mar e dos fluidos corporais dos peixes marinhos e tubarões. Dados de K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 5ª edição, Cambridge University Press, Londres e Nova York (1997), Tabela 8.6.

para a água do mar circundante e devem beber água salgada para substituí-la (Fig. 2.14). Os sais que vêm com a água e com o seu alimento, assim como os sais que se difundem através de suas superfícies corporais, devem ser excretados pelas guelras e pelos rins.

Alguns tubarões e raias encontraram uma solução única para o problema do equilíbrio da água. Os tubarões retêm ureia — um subproduto nitrogenado comum do metabolismo da proteína nos vertebrados — na corrente sanguínea, em vez de excretá-la do corpo na urina como os outros animais fazem. As concentrações de ureia de até 2,5% (comparado com −0,03% em outros vertebrados) elevam o potencial osmótico de seu sangue até o nível da água do mar sem qualquer aumento nas concentrações de íons de sódio e cloreto (Fig. 2.15). Consequentemente, o movimento da água através da superfície do corpo de um tubarão é equilibrado, com nenhum ganho ou perda. Essa adaptação libera os tubarões e as raias de beber água extra com sal para substituir a perda de água pela osmose. A observação de que as espécies de água doce de raias não acumulam ureia em seu sangue enfatiza a importância da ureia para osmorregulação dos membros marinhos deste grupo. O lado negativo de reter ureia é que a ureia impede a função da proteína. Os tubarões e muitos outros organismos marinhos que usam ureia para manter seu equilíbrio de água também acumulam altas concentrações de um composto chamado óxido de trimetilamina para proteger as proteínas de seus efeitos negativos.

ECÓLOGOS EM CAMPO **Osmorregulação *flip-flopping* num pequeno invertebrado marinho.** O pequeno copépodo *Tigriopus* é exposto a concentrações de sal amplamente variáveis por curtos períodos, e deve ajustar sua fisiologia rapidamente para compensar estas mudanças. O *Tigriopus* vive em poças de água próximas à zona entremarés ao longo de costões rochosos (Fig. 2.16), que recebe de tempos em tempos água do mar do respingo das ondas. À medida que a água evapora, a concentração de sal nestas poças sobe para níveis altos. Contudo, uma chuva forte pode rapidamente reduzir a concentração de sal, causando um retorno rápido das condições ambientais.

Ron Burton, no Scripps Institute of Oceanography, mostrou que o *Tigriopus*, como os tubarões e as raias, administra seu equilíbrio de água através da mudança do potencial osmótico de seus fluidos corporais. Quando a concentração de sal numa poça é alta,

(a)

(b)

FIG. 2.16 O minúsculo copépodo *Tigriopus*, apresentado aqui com uma massa de ovos presos a ele, vive em pequenas poças altas em uma zona entremarés na Califórnia. Cortesia de Ron Burton (a); R. E. Ricklefs (b).

os indivíduos sintetizam grandes quantidades de certos aminoácidos, como a alanina e a prolina. Estas pequenas moléculas aumentam o potencial osmótico dos fluidos corporais para combinar com aquele do ambiente sem os efeitos fisiológicos deletérios dos altos níveis de sal ou ureia.

Esta resposta ao excesso de sais no ambiente custa caro, contudo. No experimento de laboratório, indivíduos *Tigriopus* foram transportados de água do mar a 50% para água do mar a 100% para imitar o que acontece quando as ondas das altas marés enchem uma poça previamente diluída com água da chuva. Em resposta a esta mudança, a taxa de respiração dos copépodos inicialmente declinou, devido ao estresse do sal, e então aumentou à medida que eles sintetizaram alanina e prolina para restaurar seu balanço de água. No segundo experimento, os copépodos foram transportados de 100% de água do mar para 50% de água do mar. Neste caso, a taxa de respiração dos copépodos imediatamente aumentou à medida que eles rapidamente degradaram e metabolizaram o excesso de aminoácidos livres para reduzir seus potenciais osmóticos àquele de seu novo ambiente.

Certos ambientes impõem desafios osmóticos especiais. As concentrações de sal em algumas bacias represadas de água excedem grandemente a da água do mar e mesmo de poças formadas por respingos, particularmente regiões áridas onde a evaporação sobrepuja a precipitação. O Grande Lago Salgado no Utah contém 5%–27% de sal — isto é, até 8 vezes mais do que a água do mar normal — dependendo do nível de água. O potencial osmótico de sua água — um potencial muito acima de –10 MPa — definharia a maioria dos organismos. Contudo, umas poucas criaturas aquáticas, como o camarão de salina (*Artemia*), prosperam no Grande Lago Salgado, proporcionando um recurso alimentar para aves e outras criaturas. O camarão de salina pode sobreviver no Grande Lago Salgado porque pode excretar sal numa taxa prodigiosa e a um alto custo energético. Eles obtêm a energia de que precisam alimentando-se de abundantes bactérias fotossintéticas que vivem no seu ambiente hipersalino.

Os animais devem excretar o excesso de nitrogênio sem perder muita água

A maioria dos carnívoros, sejam eles comedores de crustáceos, peixes, insetos ou mamíferos, consome excesso de nitrogênio. Este nitrogênio é parte das proteínas e dos ácidos nucleicos em suas dietas, e deve ser eliminado do corpo quando estes compostos são metabolizados. A maioria dos animais aquáticos produz um subproduto metabólico simples do metabolismo do nitrogênio: amônia (NH_3). Embora a amônia seja fracamente venenosa aos tecidos, os animais aquáticos a eliminam rapidamente em copiosa urina diluída, ou diretamente através da superfície corporal, antes que atinja uma concentração perigosa dentro do corpo.

Os animais terrestres não podem usar grandes quantidades de água para excretar o excesso de nitrogênio. Em vez disso, produzem subprodutos metabólicos menos tóxicos do que a amônia, os quais podem se acumular até níveis altos no sangue e na urina sem perigo. Nos mamíferos, este subproduto metabólico é a ureia [$CO(NH_2)_2$], a mesma substância que os tubarões produzem e retêm para atingir equilíbrios osmóticos nos ambientes marinhos. Como a ureia se dissolve na água, excretá-la ainda exige alguma perda de água urinária — a quantidade depende do poder de concentração dos rins. As aves e os répteis levaram a adaptação à vida terrestre um passo à frente: eles excretam nitrogênio na forma de ácido úrico ($C_5H_4N_4O_3$), que se cristaliza a partir da solução e pode então ser excretado como uma pasta altamente concentrada na urina.

Embora excretar ureia e ácido úrico conserve água, isso tem um alto custo em termos da energia perdida no carbono usado para formar estes compostos. Para cada átomo de nitrogênio excretado, 0,5 e 1,25 átomos de carbono orgânico são perdidos na ureia e no ácido úrico, respectivamente. Nenhum é perdido na excreção da amônia.

RESUMO

1. A água é um meio básico da vida. É abundante sobre a maior parte da superfície da Terra, é líquida no intervalo de temperaturas normalmente encontrado lá e é um solvente poderoso. Estas propriedades da água a tornam um meio ideal para os sistemas vivos.

2. A água conduz calor rapidamente e resiste a mudanças de temperatura e estado. As temperaturas são então igualmente distribuídas através dos corpos de água.

3. A água é mais densa e proporciona mais flutuabilidade do que o ar, mas é também mais viscosa e portanto atrasa o movimento.

4. Todas as águas naturais contêm substâncias dissolvidas coletadas da atmosfera ou dos solos e rochas através dos quais ela flui.

5. A concentração dos íons de hidrogênio (H^+) numa solução é denominada sua acidez e expressada em termos de pH. A maioria das águas naturais tem valores de pH entre 6 (ligeiramente ácida) e 9 (ligeiramente alcalina).

6. Como a água se adere fortemente às superfícies das partículas do solo, sua disponibilidade depende em parte da estrutura física do solo. Os solos que contêm uma alta proporção de pequenas partículas de argila retêm a água mais fortemente do que os solos arenosos. A força pela qual os solos retêm a água é chamada de potencial de água do solo. A maioria das outras plantas não pode remover a água de solos com um potencial de água mais negativo do que −1,5 megapascal (MPa). Este potencial de água é denominado de ponto de murchamento do solo.

7. As plantas extraem água dos solos pela manutenção de altas concentrações de soluto em suas células radiculares para gerar altos potenciais osmóticos.

8. De acordo com a teoria da coesão–tensão, a água é drenada das raízes até as folhas de uma planta por um gradiente no potencial de água gerado pela transpiração — a evaporação de água das superfícies das células foliares. Quando há limitação de água, as plantas podem reduzir as perdas de água por transpiração fechando seus estômatos.

9. Os animais reduzem seu uso de água eliminando os sais em excesso através da concentração de sais na urina, ou excretando-os através de glândulas de sal.

10. Para manter o equilíbrio de sal e água, os animais de água doce, hipertônicos, retêm sais enquanto excretam a água que continuamente se difunde através de seus corpos.

11. Os animais marinhos, que são hipotônicos, ativamente excretam sais. Alguns animais marinhos aumentam a concentração de solutos, tais como a ureia e os aminoácidos, em seus fluidos corporais para combinar com o potencial osmótico da água do mar e assim reduzir o movimento de água para fora de seus corpos.

12. Os subprodutos nitrogenados do metabolismo da proteína são excretados como amônia pela maioria dos organismos aquáticos, assim como a ureia pelos mamíferos e o ácido úrico pelas aves e répteis.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Para os organismos aquáticos, como pode a viscosidade da água tanto bloquear como facilitar o movimento?

2. Descreva como a água muda seu conteúdo mineral à medida que se move da água da chuva para a água do lago e finalmente para os oceanos.

3. Por que os corpos de água com baixo pH deveriam impor perigo para os organismos que vivem neles?

4. Explique a relação entre o tamanho das partículas do solo e a capacidade de campo do solo.

5. Explique por que a disponibilidade de água para as plantas é mais alta nos solos com partículas de tamanho intermediário entre areia e argila.

6. Como podemos ter certeza de que a pressão da raiz não é suficiente para explicar o movimento da água nas árvores?

7. Para os peixes marinhos e de água doce, descreva o que aconteceria se eles não tivessem suas adaptações para controlar o movimento de sal e de água através de suas superfícies externas.

8. Descreva os custos e benefícios associados com os diferentes produtos de nitrogênio excretados pelos peixes, mamíferos e aves.

LEITURAS SUGERIDAS

Canny, M. J. 1998. Transporting water in plants. *American Scientist* 86:152–159.

Chapin, F. S., III. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41:29–36.

Feldman, L. J. 1988. The habits of roots. *BioScience* 38:612–618.

Hochachka, P. W., and G. N. Somero. 1984. *Biochemical Adaptation.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Koch, G., et al. 2004. The limits to tree height. *Nature* 428:851–854.

Kooyman, G. L., and P. J. Ponganis. 1997. The challenges of diving to depth. *American Scientist* 85:530–539.

Phleger, C. F. 1998. Buoyancy in marine fishes: Direct and indirect role of lipids. *American Zoologist* 38:321–330.

Ryan, M., and B. Yoder. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47:235–242.

Schenk, H. J., and R. B. Jackson. 2002. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72:311–328.

Schmidt-Nielsen, K. 1998. *Animal Physiology: Adaptations and Environment,* 5th ed. Cambridge University Press, London and New York.

Somero, G. N. 1986. From dogfish to dogs: Trimethylamines protect proteins from urea. *News in Physiological Sciences* 1:9–12.

Thomas, D. N., and G. S. Dieckmann. 2002. Antarctic sea ice——a habitat for extremophiles. *Science* 295:641–644.

Tracy, R. L., and G. E. Walsberg. 2002. Kangaroo rats revisited: Re-evaluating a classic case of desert survival. *Oecologia* 133:449–457.

Tyree, M. 1997. The cohesion–tension theory of sap ascent: Current controversies. *Journal of Experimental Botany* 48(315):1753–1765.

Vogel, S. 1981. *Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Vogel, S. 1988. *Life's Devices.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Wijesinghe, D. K., et al. 2001. Root system size and precision in nutrient foraging: Responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology* 89:972–983.

CAPÍTULO 3

Adaptações ao Ambiente Físico: Luz, Energia e Calor

Entre os mamíferos, os ratos-canguru e os camelos são bem adaptados à vida em desertos praticamente sem água. Quando a temperatura do ar se aproxima da temperatura corporal máxima tolerável, os animais podem dissipar calor somente pela evaporação da água de sua pele e de suas superfícies respiratórias. Em desertos quentes, contudo, a água é escassa e o resfriamento evaporativo tem um preço alto. Em vez disso, os animais se tornam menos ativos e procuram microclimas sombreados, e algumas vezes executam migrações sazonais para regiões mais frias.

Os ratos-canguru evitam as maiores temperaturas do deserto ao se aventurar para fora somente à noite (Fig. 3.1); durante o calor arrasador do dia, permanecem confortavelmente abaixo do nível do solo em suas covas úmidas e frescas. As marmotas assumem uma abordagem diferente. Elas permanecem ativas durante o dia, e, como você esperaria, suas temperaturas corporais sobem à medida que forrageiam sobre o solo, expostas ao sol quente. Contudo, antes que suas temperaturas se tornem perigosamente altas, elas retornam às covas frescas, onde podem perder calor sem perder água. Quando suas temperaturas corporais caem o suficiente, voltam à superfície para forragear. Ao fazer essa ida e volta entre suas covas e a superfície, as marmotas podem estender sua atividade pelo dia quente e pagar um preço relativamente pequeno em termos de perda de água.

Os camelos são famosos animais do deserto. Para conservar a água, eles também permitem que suas temperaturas corporais se elevem durante o calor do dia — por uma quantidade tão grande quanto 6°C. O grande tamanho corporal do camelo dá a ele uma vantagem notável, contudo. Com o aumento do tamanho, a área da superfície de um animal, através da qual absorve calor e intercepta radiação solar, aumenta menos rapidamente do que o volume do animal, que é a massa a ser aquecida. Consequentemente, o camelo esquenta tão lentamente, que pode permanecer sob o sol na maior parte do dia. Ele libera o excesso de calor à noite para os entornos agora mais frios do deserto.

(a) (b)

FIG. 3.1 Os ratos-canguru e as marmotas são adaptados ao calor do deserto. (a) Os ratos-canguru fogem do calor em suas covas durante o dia e então forrageiam durante a noite, mais fria. (b) As marmotas forrageiam durante o dia, voltando às suas covas periodicamente para resfriar. Foto (a) por Mary MacDonald/Nature Picture Library; foto (b) por Peter Chadwick/Photo Researchers.

Confrontado com o mesmo problema de sobreviver ao intenso calor do deserto, o rato-canguru, a marmota e o camelo assumem diferentes abordagens para evitar as cargas excessivas de calor. Cada um do seu próprio jeito faz uso das variações espacial e temporal num ambiente para perder o excesso de calor sem ter que usar o recurso mais limitante no deserto — a água.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A luz é a fonte primária de energia para a biosfera
- As plantas capturam energia da luz do Sol pela fotossíntese
- As plantas modificam a fotossíntese em ambientes com alto estresse de água
- A difusão limita a assimilação de gases dissolvidos da água
- A temperatura limita a ocorrência de vida
- Cada organismo funciona melhor sob um restrito intervalo de temperaturas
- O ambiente térmico inclui diversas vias de ganho e perda de calor
- A homotermia aumenta a taxa metabólica e a eficiência

A capacidade de contra-atacar as forças físicas externas distingue a vida da não vida. Uma ave em voo, gastando energia para se manter no alto contra a força da gravidade, expressa esta qualidade de forma suprema. Como motores de combustão interna, os organismos se transformam em energia e executam o trabalho. Um motor de automóvel queima a gasolina quimicamente e transmite a potência dos cilindros para os pneus mecanicamente. Quando uma ave metaboliza carboidrato para proporcionar energia para bater suas asas, ela segue princípios mecânicos relacionados.

A fonte de energia em última instância para a maioria dos processos da vida é a luz do Sol. As plantas capturam essa energia pela fotossíntese, que produz ligações altamente energéticas das moléculas orgânicas que formam a base da cadeia alimentar nos sistemas ecológicos. A luz do Sol é também a fonte em última instância da energia térmica que cria condições adequadas para a vida. Ela impõe uma carga de calor excessivo em alguns ambientes, mas os organismos em ambientes frios podem usá-la para se aquecer e acelerar seus processos de vida.

Neste capítulo, exploraremos alguns dos desafios que as plantas e os animais enfrentam, e alguns dos mecanismos que empregam para capturar energia solar e gerenciar os ganhos e perdas de energia. Começaremos considerando a fotossíntese, que converte a energia solar em energia química, que alimenta as atividades do organismo e o funcionamento dos sistemas ecológicos.

A luz é a fonte primária de energia para a biosfera

A radiação solar é essencial para a existência da vida na Terra. As plantas, as algas e algumas bactérias absorvem a luz do Sol e assimilam sua energia pela fotossíntese. Nem toda a luz do Sol que atinge a superfície da Terra pode ser usada dessa forma. Como os arco-íris, os prismas mostram que a luz consiste em um espectro de comprimentos de onda que percebemos como diferentes cores (Fig. 3.2). A luz visível representa somente uma pequena parte do espectro de radiação eletromagnética, que se estende dos raios gama (comprimentos de onda mais curtos) até as ondas de rádio (mais longas). Os comprimentos de onda são normalmente expressados em nanômetros (nm; um bilionésimo

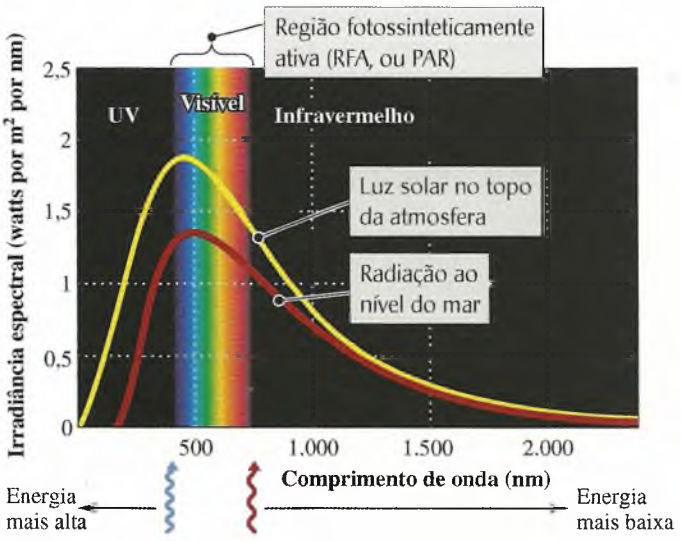


FIG. 3.2 A energia solar que atinge a Terra consiste em um espectro de comprimentos de onda. O gráfico mostra a irradiância de diversos comprimentos de onda através do espectro na parte superior da atmosfera e ao nível do mar (em watts por metro quadrado de superfície. Dados da Sociedade Americana para Testes e Materiais (ASTM), Espectro de Referência Terrestre (http://rredc.nrel.gov/solar/spectra/am1.5/); segundo um gráfico de R. A. Rohde para Global Warming Art.

de metro). A porção visível do espectro, que corresponde aos comprimentos de onda de luz e é adequada para a fotossíntese, varia entre cerca de 400 nm (violeta) e 700 nm (vermelho). Esse intervalo é chamado de **região fotossinteticamente ativa (PAR)** do espectro. Luz de comprimentos de onda menores do que 400 nm forma a parte ultravioleta (UV) do espectro. A luz de comprimentos de onda mais longos do que 700 nm, chamada de radiação infravermelha (IR), é percebida por nós principalmente como calor.

A luz do Sol é empacotada em pequenas unidades semelhantes a uma partícula de energia chamadas de fótons. A intensidade da luz de um determinado fóton varia inversamente com seu comprimento de onda: os fótons que compõem a luz azul, de menor comprimento de onda, vibram mais rapidamente e têm um nível de energia mais alto, ou intensidade de luz, que os fótons que compõem a luz vermelha, de comprimentos de onda mais longos.

Somente uma pequena porção da radiação solar que atinge a Terra é convertida em produção biológica através da fotossíntese. A intensidade da luz de todos os comprimentos de onda atingindo uma superfície é denominada de **irradiância**, que pode ser quantificada em watts por metro quadrado. A irradiância no topo da atmosfera da Terra é reduzida por períodos noturnos sem luz, reflexão da luz pelas nuvens e absorção da luz pela atmosfera antes que ela possa atingir a superfície. Na superfície da Terra, mais luz é refletida de volta para o espaço pelos oceanos, neve e gelo, e outras superfícies. A proporção de luz que é refletida por uma superfície específica é o **albedo** da superfície. Neve fresca e nuvens têm os mais altos albedos registrados, até 80%–90%. A areia, solo seco e os desertos têm albedos na faixa de 20%–30%; as savanas, pradarias e a maioria das plantações se aproximam de 20%, e as florestas e as superfícies de água, 10% ou menos. O albedo médio da Terra é cerca de 30%, principalmente devido à reflexão das nuvens. Toda essa luz refletida representa energia luminosa potencial perdida pela Terra.

O espectro de absorção da luz das plantas

A porção visível do espectro solar capturado pelos organismos fotossintéticos é também a porção do espectro solar com a mais alta irradiância da superfície da Terra. As folhas contêm diversos tipos de pigmentos, particularmente clorofila e carotenoides, que absorvem esta luz e capturam sua energia (Fig. 3.3). A clorofila, que é primordialmente responsável pela captura da energia da luz nas reações da fotossíntese, absorve a luz vermelha e violeta enquanto reflete as luzes verde e azul. Dessa forma, as folhas são predominantemente verdes na cor. Outros pigmentos encontrados em cloroplastos de plantas incluem duas grandes classes de carotenoides: caroteno e xantofilas. São denominados como pigmentos acessórios, porque passam a energia da luz que capturam para a clorofila para começar a sequência de reações na fotossíntese. Os carotenos, que dão às cenouras sua cor laranja, absorvem principalmente a luz azul e verde e refletem a luz nos comprimentos de onda amarelo e laranja do espectro. Dessa forma, complementam a absorção do espectro da clorofila.

A água absorve luz na região visível do espectro apenas fracamente. Contudo, um copo de água parece sem cor. A transparência de seu copo de água é enganadora, contudo. Embora lhe pareça sem cor em pequenas quantidades, a água absorve ou reflete luz suficiente para limitar a profundidade da zona iluminada do mar (denominada zona fótica). Em água do mar pura, a intensidade da luz da parte visível do espectro cai a 50% do valor da superfície numa profundidade de 10 m e a menos de 7% a 100 m. Além disso, a água absorve os comprimentos de onda mais longos (vermelho) mais fortemente do que os mais curtos; a maior parte da radiação infravermelha desaparece nos primeiros metros da parte de cima das camadas de água. Os comprimentos de onda visíveis mais curtos (violeta e azul) tendem a ser refletidos quando atingem as moléculas de água, e assim fa-

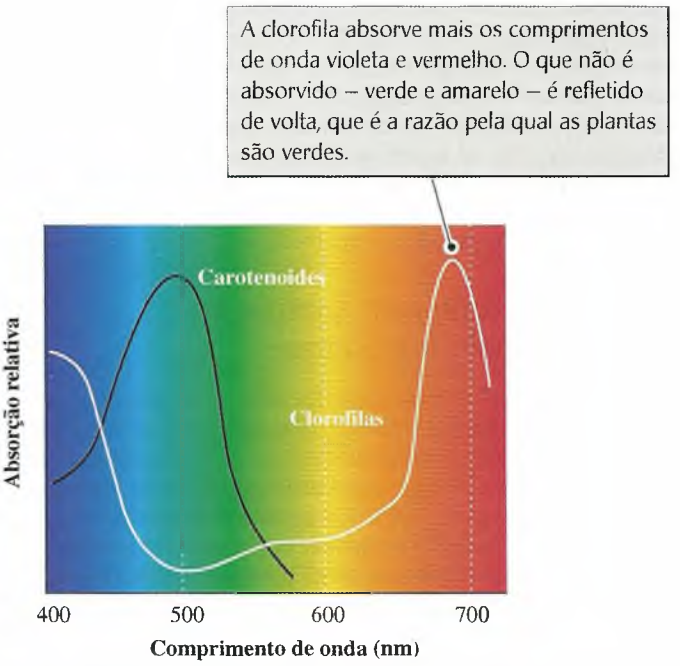


FIG. 3.3 Dois grupos de pigmentos fotossintéticos — clorofilas e carotenoides — absorvem diferentes comprimentos de onda de luz. Segundo R. Emerson e C. M. Lewis, *J. Gen. Physiol.* 25:579–595 (1942).

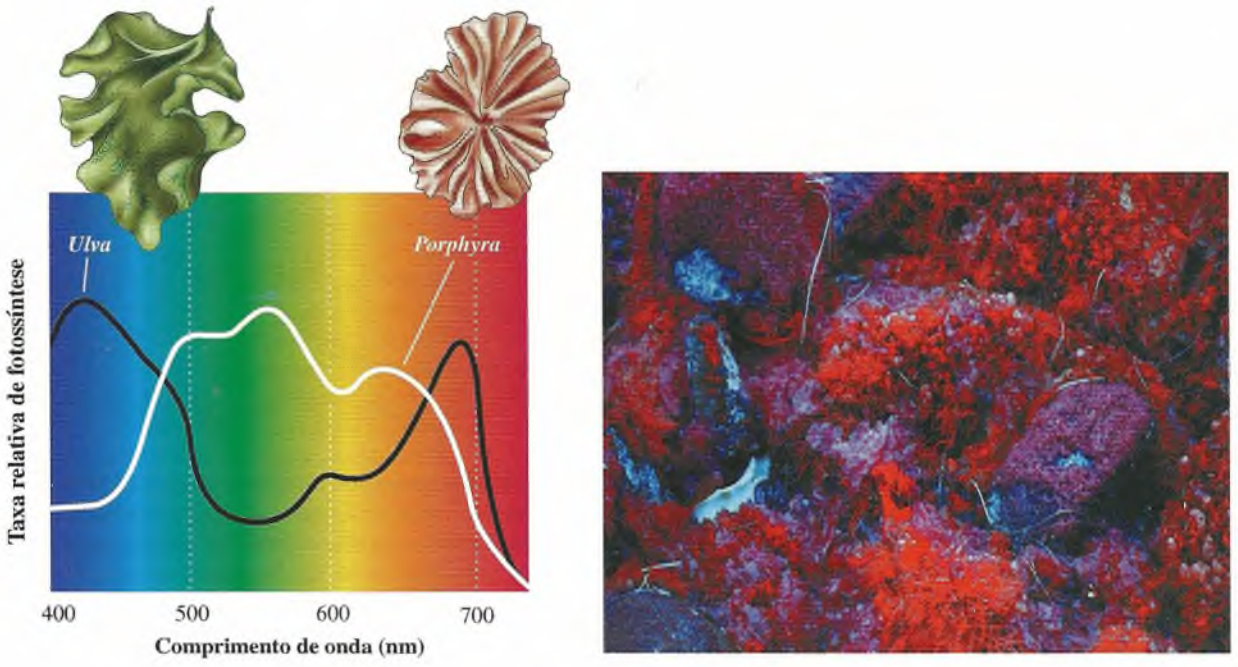


FIG. 3.4 Os pigmentos fotossintéticos das algas aquáticas estão adaptados aos comprimentos de onda disponíveis de luz. (a) As taxas relativas de fotossíntese da alga verde *Ulva* e da alga vermelha *Porphyra* diferem em função da cor da luz. (b) A *Porphyra* aparece vermelha nesta fotografia porque seus pigmentos fotossintéticos absorvem luz mais fortemente na porção verde do espectro e refletem o vermelho quando fotografadas com luz artificial semelhante ao espectro na superfície. Segundo F. T. Haxo e L. R. Blinks, *J. Gen. Physiol.* 33:389–422 (1950). Foto por Larry Jon Friesen/Saturdaze.

lham em penetrar mais profundamente. Devido à absorção e ao espalhamento desse comprimento de onda pela água, a luz verde predomina com o aumento da profundidade.

Os pigmentos fotossintéticos das algas aquáticas acompanham este deslocamento espectral com a profundidade. As algas que vivem próximas à superfície dos oceanos, tais como a alface-verde-do-mar *Ulva*, que cresce em águas rasas ao longo de costões rochosos, têm pigmentos que lembram aqueles das plantas terrestres que absorvem a luz vermelha e azul e refletem a verde. A alga vermelha de águas profundas *Porphyra* tem pigmentos adicionais que a capacitam a usar a luz verde mais efetivamente (Fig. 3.4).

As plantas capturam energia da luz do Sol pela fotossíntese

Durante a fotossíntese, os fótons da luz interagem com pigmentos tais como a clorofila, para os quais a energia da luz é transferida. Os organismos fotossintéticos então convertem essa energia em energia química armazenada em ligações de alta energia dos compostos orgânicos. Eles criam estes compostos reduzindo um átomo de carbono — o bloco de construção básico dos compostos orgânicos — do dióxido de carbono (CO_2). O processo da fotossíntese é então representado por uma única equação descrevendo o balanço global dos reagentes e produtos:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{fótons} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

De fato, esta equação simples resume uma longa cadeia de reações químicas complexas.

As reações da luz

O primeiro passo na fotossíntese é a captura da energia da luz pelos pigmentos fotossintéticos. Quando as moléculas de clorofila num cloroplasto absorvem fótons, elas liberam elétrons, que são então passados ao longo de uma cadeia de reações para produzir os compostos de alta energia adenosina trifosfato (ATP) e NADPH. A célula então usa a energia nesses compostos para reduzir o carbono e produzir glicose ($C_6H_{12}O_6$). Os eventos da absorção da luz para a produção dos compostos de alta energia são denominados coletivamente como "reações de luz", por causa da sua dependência da energia da luz. Casualmente, as moléculas de clorofila recuperam os elétrons que perdem nas reações de luz retirando elétrons das moléculas de água (H_2O) e produzindo oxigênio molecular (O_2) como um subproduto de rejeito.

A fotossíntese C_3

Para a maioria das plantas, o primeiro estágio da fotossíntese é a composição de CO_2 em um átomo de carbono reduzido no açúcar de três carbonos. No processo, uma única molécula de CO_2, obtida da atmosfera ou da água circundante, é combinada com açúcares e carbonos (ribulose bifosfato, ou RuBP) para por fim produzir outras moléculas de gliceraldeído trifosfato (G3P). Este estágio é uma parte das reações da luz. Podemos representá-lo como

CO_2	+	RuBP	→	2 G3P
1 carbono		5 carbonos		3 carbonos

Como o produto deste estágio é um composto de três carbonos, os biólogos chamam esta via de **fotossíntese C_3**.

As duas moléculas de G3P então entram no que é conhecido como ciclo de Calvin–Benson, que regenera uma molécula de RuBP enquanto torna um átomo de carbono reduzido disponível para sintetizar glicose e outros compostos orgânicos. Na maioria das plantas, estes processos ocorrem nas células do mesofilo das folhas.

A enzima responsável pela assimilação de carbono, a **RuBP carboxilase-oxigenase**, ou **Rubisco**, tem uma baixa afinidade com o CO_2. Consequentemente, em baixas concentrações de CO_2 encontradas nas células do mesofilo, as plantas assimilam carbono ineficientemente. Para atingir altas taxas de assimilação de carbono, as plantas devem envolver suas células do mesofilo com grandes quantidades de Rubisco, o que constitui até 30% do peso seco do tecido da folha em algumas espécies.

A Rubisco se liga ao oxigênio tão bem quanto com o dióxido de carbono, particularmente sob altas concentrações de O_2 e baixas de CO_2, e especialmente em temperaturas de folha elevada. Quando a Rubisco se liga ao O_2 em vez do CO_2, inicia uma série de reações que revertem às reações de luz:

$$2\ G3P \rightarrow CO_2 + RuBP$$

O processo global se assemelha à respiração no sentido em que usa O_2 e produz CO_2. Como também demanda ATP e NADPH das reações de luz, é denominado **fotorrespiração**. A tendência da Rubisco em executar esta reação, que parcialmente desfaz o que a enzima executa quando assimila o carbono, torna a fotossíntese ineficiente e autolimitante. A fotorrespiração é um processo com rejeitos e contraprodutivo, e a assimilação do carbono portanto tende a se autoinibir à medida que os níveis de CO_2 declinam no tecido da folha.

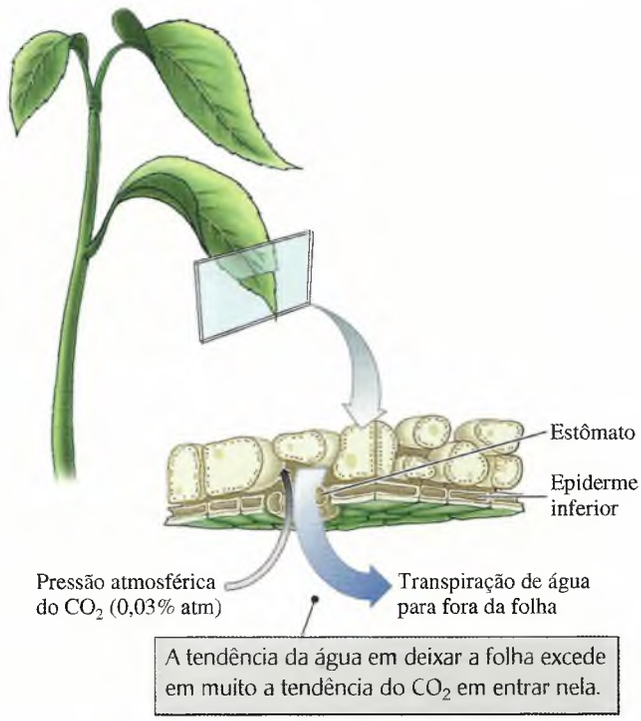


FIG. 3.5 A tendência da água em evaporar de uma folha excede a tendência do CO_2 em entrar na folha. A superfície de uma folha é relativamente impermeável à água, assim a troca gasosa ocorre primordialmente pelos estômatos. Como as plantas usam CO_2 na fotossíntese, a concentração daquele gás permanece mais baixa na folha do que no ar circundante, e assim o CO_2 se difunde para dentro da folha. O movimento de vapor de água para fora da folha, contudo, é muito mais rápido do que a difusão do CO_2 para dentro.

As plantas modificam a fotossíntese em ambientes com alto estresse de água

Devido à natureza autolimitante da fotossíntese C_3 com o decréscimo dos níveis de CO_2 nas folhas, as plantas enfrentam sérias limitações em suas taxas de fotossíntese, e portanto no seu crescimento e reprodução. A solução para este problema é manter altos níveis de CO_2 nas células da folha. As plantas podem executar isso até um certo ponto mantendo os estômatos de suas folhas abertos para a atmosfera circundante para permitir uma troca gasosa livre.

Manter os estômatos abertos funciona enquanto a planta consegue substituir a água que perde através dos estômatos pela transpiração. Mas isto pode não ser possível em ambientes quentes e secos. O dióxido de carbono tem uma concentração extremamente baixa na atmosfera (cerca de 0,038% em volume no presente). Ele entra nas células da planta porque sua concentração na atmosfera é mais alta do que nas células, onde está continuamente sendo consumido pela fotossíntese. Contudo, a diferença atmosfera–planta na concentração de CO_2 é muito, mas muito menor do que a diferença planta–atmosfera de concentração de vapor de água, o que pressiona a água para fora das células da planta em direção ao ar circundante. O desequilíbrio torna a conservação de água um problema para as plantas terrestres, especialmente em ambientes quentes e áridos. Mesmo as plantas mais adaptadas à seca evaporam uma centena ou mais de gramas de água de suas folhas para cada grama de carbono que assimilam (Fig. 3.5).

Fotossíntese C_4

Para resolver o problema da fotorrespiração, muitas plantas herbáceas, particularmente gramíneas que crescem em climas quentes, modificaram o processo fotossintético C_3 comum (Fig. 3.6a) adicionando um passo à assimilação inicial do CO_2. Os biólogos chamam esta modificação de **fotossíntese C_4**, porque o CO_2 é primeiro unido com uma molécula de três carbonos, o fosfoenolpiruvato (PEP), para produzir uma molécula de quatro carbonos, o oxaloacetato (OAA):

$$CO_2 + PEP \rightarrow OAA$$

Esta reação é catalisada pela enzima PEPcase, a qual, diferentemente da Rubisco, tem uma alta afinidade com o CO_2. Este passo de assimilação preliminar ocorre nas células do mesofilo da folha. Na maioria das plantas C_4, a fotossíntese real (incluindo o ciclo de Calvin–Benson) acontece nas células da bainha do feixe que circundam as nervuras da folha (Fig. 3.6b). Para levar carbono do mesofilo para as células da bainha do feixe, a planta converte o oxaloacetato em malato, que então se difunde para dentro do feixe de células, onde uma outra enzima a decompõe para produzir o CO_2 e o piruvato, um composto de três carbonos. O CO_2 é então usado nas reações de luz para fazer G3P, que entra no ciclo de Calvin–Benson, exatamente como o faz nas plantas C_3. O piruvato é convertido de volta a PEP, e o PEP se move de volta às células do mesofilo para completar o ciclo de assimilação de carbono C_4.

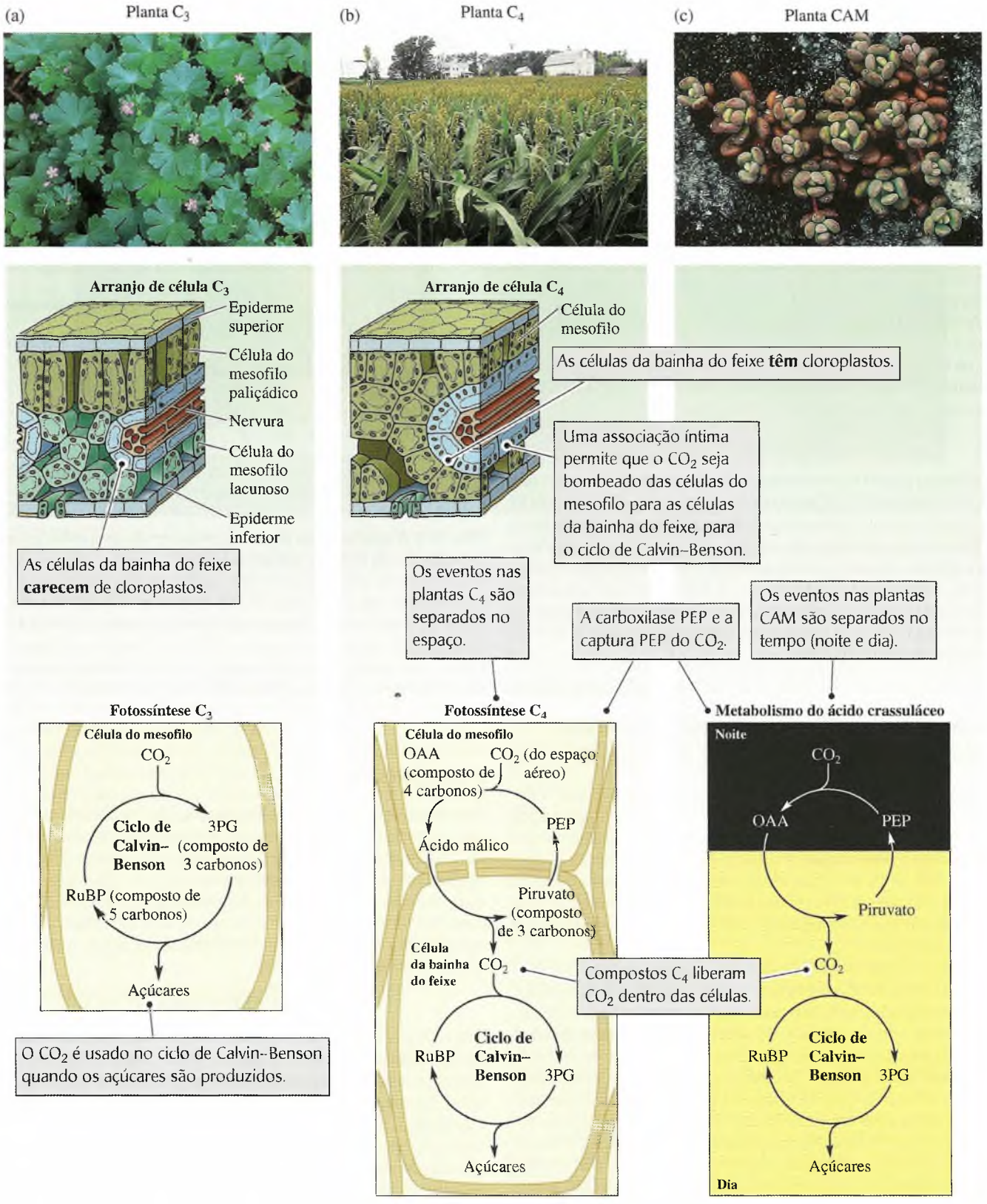


FIG. 3.6 O processo de fotossíntese é modificado nas plantas em *habitats* estressados de água. (a) Uma planta C_3, o bico-de-pomba-menor, um gerânio silvestre (*Geranium molle*). (b) Uma planta C_4, um sorgo cultivado (*Sorghum vulgare*). (c) Uma planta CAM, o sedum da Sierra (*Sedum obtusatum*). Abaixo das fotos há cortes idealizados de folhas C_3 e C_4, ilustrando o arranjo das células e as localizações dos cloroplastos (pequenos pontos verde-escuros). Embaixo, os passos relevantes do ciclo de Calvin–Benson são mostrados para cada tipo de planta. Foto (a) por Bert Kragas/Visuals Unlimited; foto (b) por John Spragens, Jr.; foto (c) por John Gerlach/DRK Photo.

Esta estratégia resolve o problema da fotorrespiração ao permitir que o CO_2 atinja concentrações muito mais altas no feixe de células do que o faria por difusão da atmosfera. Nesta concentração de CO_2 mais alta, o ciclo de Calvin-Benson opera mais eficientemente. Além disso, como a enzima PEPcase tem uma alta afinidade por CO_2, ela pode se ligar ao CO_2 em concentrações mais baixas na célula, portanto permitindo que os estômatos permaneçam fechados mais tempo e reduzindo sua perda de água. A fotossíntese C_4 tem duas desvantagens que reduzem a sua eficiência: menos tecido de folha é dedicado à fotossíntese e parte da energia produzida pelas reações de luz é consumida nas reações de assimilação de carbono C_4. Devido à sua maior eficiência, as plantas C_3 são favorecidas em climas mais frios com abundante água de solo. Contudo, muitas das nossas plantas cultivadas mais importantes, tais como o milho, o sorgo e a cana-de-açúcar, são plantas C_4 altamente produtivas durante as estações de crescimento quente.

Assimilação de carbono em plantas CAM

Certas plantas suculentas que habitam ambientes escassos de água, como os cactos e as plantas do abacaxi, usam as mesmas vias bioquímicas que as plantas C_4, mas segregam a assimilação de CO_2 e o ciclo de Calvin–Benson entre a noite e o dia. A descoberta deste arranjo em plantas da família Crassulaceae (a família do sedum), e sua assimilação inicial e armazenamento de CO_2 como ácidos orgânicos de quatro carbonos (ácido málico e OAA), levou os botânicos a denominar esta via fotossintética de **metabolismo ácido das crassuláceas**, ou **CAM**.

As plantas CAM abrem seus estômatos para troca gasosa durante a noite fria do deserto quando a transpiração é mínima. Elas inicialmente assimilam CO_2 no OAA de quatro carbonos, que é convertido em malato e armazenado em altas concentrações nos vacúolos dentro das células do mesofilo da folha (Fig. 3.6c). Durante o dia, os estômatos se fecham e os ácidos orgânicos armazenados são gradualmente decompostos para liberar CO_2 para o ciclo de Calvin–Benson. A enzima responsável pela assimilação de CO_2 trabalha melhor nas temperaturas frias que ocorrem à noite, quando os estômatos estão abertos. Uma enzima diferente com um ótimo de temperatura mais alto, dirigida para promover a fotossíntese diuturna, regula a regeneração de PEP do piruvato subsequentemente à liberação de CO_2. Assim, a fotossíntese CAM resulta em eficiências de uso de água extremamente altas e capacita alguns tipos de plantas a existir em *habitats* quentes e secos demais para as outras espécies mais convencionais.

Adaptações estruturais ao controle da perda de água

Além destas modificações da bioquímica da fotossíntese, as plantas adaptadas ao calor e à seca têm modificações anatômicas e fisiológicas que reduzem a transpiração e as cargas térmicas através de suas superfícies e as capacitam a tolerar altas temperaturas. Quando as plantas absorvem a luz do Sol, se aquecem e, à medida que suas temperaturas sobem, perdem água mais rapidamente. As plantas podem minimizar o sobreaquecimento protegendo suas superfícies da luz direta do Sol com cílios densos e espinhos (Fig. 3.7).

Os espinhos e os cílios também produzem uma **camada-limite** estacionária de ar que aprisiona a umidade e reduz a evaporação. Contudo, como estas camadas limites espessas retardam também a perda de calor, as superfícies cobertas por cílios prevalecem em ambientes áridos que são frios, mas não tanto em desertos quentes. O isolamento de camadas-limite de ar parado também se forma sobre superfícies planas de folhas, mas aquelas camadas são quebradas pela turbulência do ar nas bordas da folha. Analogamente, muitas plantas em desertos quentes reduzem suas cargas térmicas produzindo folhas finamente subdivididas com uma grande razão de borda para a área de superfície (Fig. 3.8). Algumas plantas do deserto não têm sequer folhas. Muitos cactos se baseiam inteiramente em seus caules para a fotossíntese; estas folhas são transformadas em espinhos para proteção.

As plantas podem reduzir ainda mais a transpiração cobrindo suas superfícies com uma cutícula espessa e cerosa que é resistente à água, ou alocando os estômatos em covas profundas, frequentemente elas próprias cheias de cílios (Fig. 3.9).

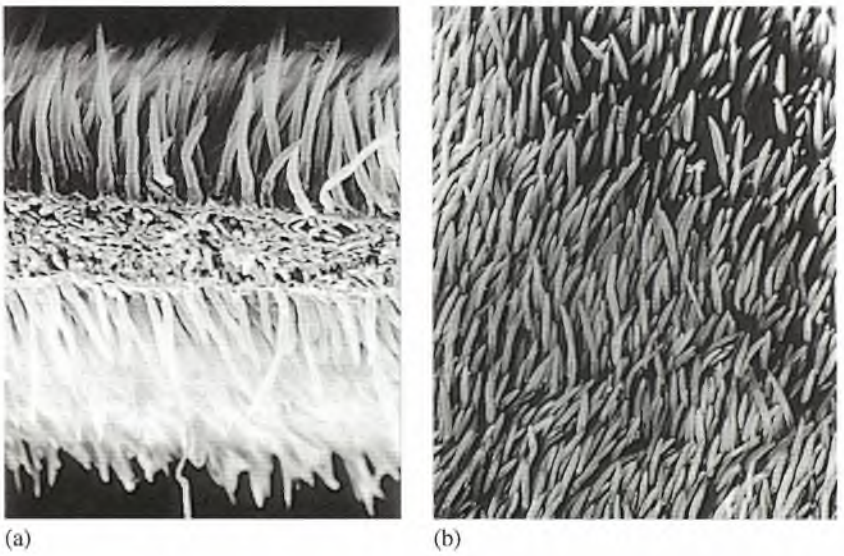


FIG. 3.7 Os espinhos e os pelos ajudam a adaptação das plantas ao calor e à seca. (a) Corte transversal e (b) vista da superfície de uma folha da herbácea perene do deserto *Enceliopsis argophylla*, que utiliza esta estratégia. Cortesia de J. R. Ehleringer. De H. R. Ehleringer, em E. Rodrigues, P. Healy e I. Mehta (eds.), *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*, Plenum Press, New York (1984), pp. 113–132.

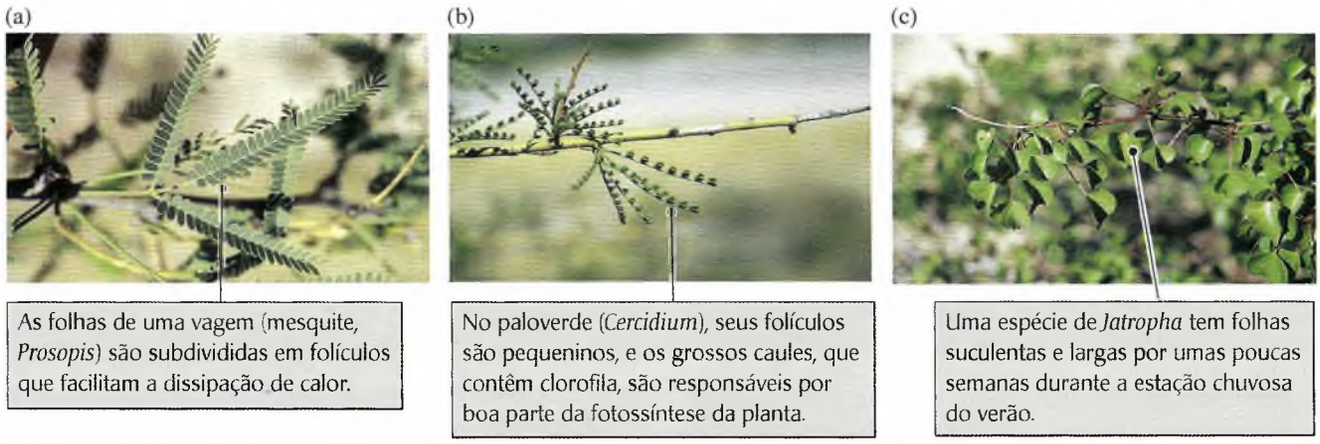


FIG. 3.8 As folhas das plantas do deserto têm adaptações que aumentam a dissipação de calor. Todas estas três espécies do deserto de Sonora, no Arizona, têm adaptações que as ajudam a lidar com condições quentes e secas. (a) Folhas subdivididas em numerosos pequenos folículos facilitam a dissipação de calor porque as bordas das folhas quebram as camadas-limite de ar parado na superfície da folha. (b) As folhas de paloverde (*Cercidium*) são pequeninas e os estemas espessos, que contêm clorofila, são responsáveis por muito da fotossíntese da planta (daí o nome *paloverde*, em espanhol "pau verde"). (c) Diferente da maioria das plantas do deserto, uma euforbiácea (*limberbush*, *Jatropha*) tem folhas largas e suculentas, mas ela as produz por somente umas poucas semanas durante a estação chuvosa do verão, e então as descarta. Fotografias por R. E. Ricklefs.

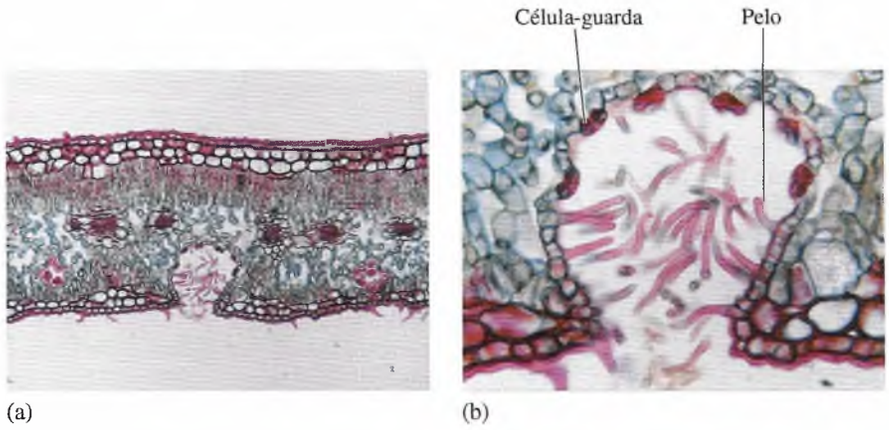


FIG. 3.9 As plantas de oleandro reduzem a perda de água posicionando os estômatos das folhas em covas com pelos. (a) Seção transversal de uma folha, mostrando uma cova abaixo da superfície da folha. (b) Uma cova em detalhe, aumentada cerca de 400 vezes. Os pelos reduzem a perda de água reduzindo o fluxo de ar e capturando a água. Fotos por Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited.

A difusão limita a assimilação de gases dissolvidos da água

Dióxido de carbono

Obter carbono suficiente para a fotossíntese é um desafio particular para plantas e algas aquáticas. A solubilidade do CO_2 em água doce é cerca de 0,0003 litro de gás por litro de água, o que é 0,03% em volume, ou cerca de a mesma concentração da atmosfera. Quando o CO_2 se dissolve na água, contudo, a maioria das moléculas forma ácido carbônico (H_2CO_3). Dependendo da acidez da água, as moléculas de ácido carbônico liberam íons de hidrogênio (H^+) para formar **íons de bicarbonato** (HCO_3^-) ou íons de carbonato (CO_3^{2-}). Dentro do intervalo de acidez que é típico da maioria das águas doces e salgadas (valores de pH entre 6 e 9), a forma mais comum é o bicarbonato, que se dissolve prontamente na água. À medida que o bicarbonato se forma, o CO_2 é removido da solução e mais do gás pode então entrar na solução vindo da atmosfera:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$$

Este processo continua até que a concentração de íons de bicarbonato seja equivalente a 0,03–0,06 litro de CO_2 por litro de água (3%–6%), o que é mais de 100 vezes a concentração de CO_2 no ar (Fig. 3.10). Assim, os íons de bicarbonato proporcionam um grande reservatório de carbono inorgânico nos sistemas aquáticos.

O carbono inorgânico é abundante na água, para dizer a verdade, mas a taxa de suprimento é a chave, e como o carbono se move muito lentamente através da água, as plantas não têm livre acesso àquele suprimento. O dióxido de carbono se difunde através de água em movimento cerca de 10.000 vezes mais lentamente do que o faz através do ar, e os íons de bicarbonato maiores se difundem até mesmo mais lentamente. Cada superfície de uma planta, alga ou micróbio aquático é circundada por uma camada limite de água em movimento através da qual o carbono pode se difundir. A espessura dessa camada-limite pode variar de tão pequena quanto 10 micrômetros (μm), para algas unicelulares em águas turbulentas, até 500 μm (0,5 mm), para uma planta aquática grande em água parada (Fig. 3.11). Assim, a des-

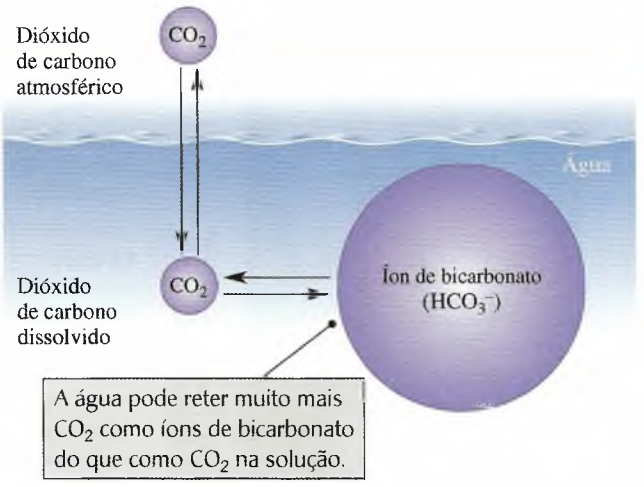


FIG. 3.10 Dióxido de carbono dissolvido na água existe em equilíbrio com uma concentração maior de íons de bicarbonato.

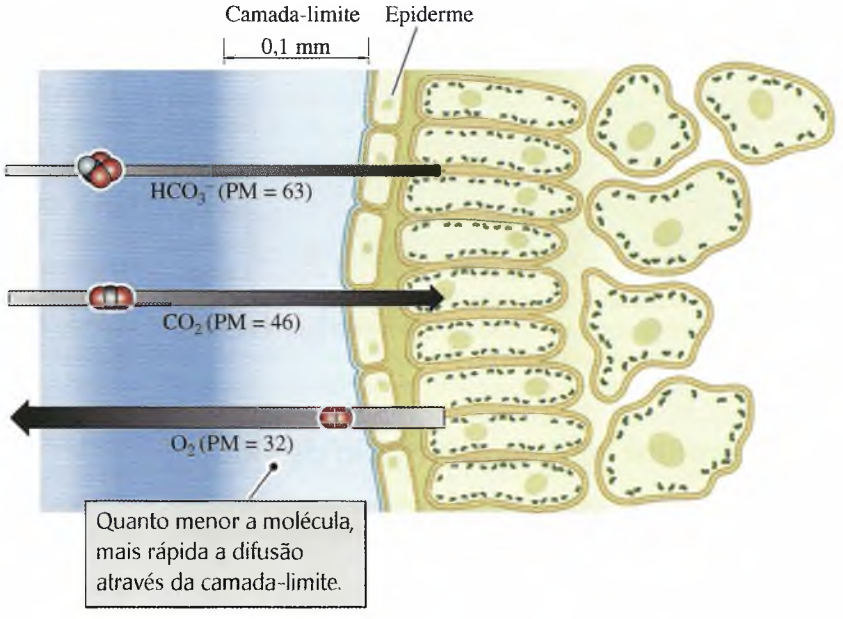


FIG. 3.11 A camada-limite na superfície de uma planta aquática retarda a troca de gases entre suas folhas e a água circundante. (PM = peso molecular.) Segundo H. B. A. Prins e J. T. M. Elzenga, *Aquatic Botany* 34:59–83 (1989).

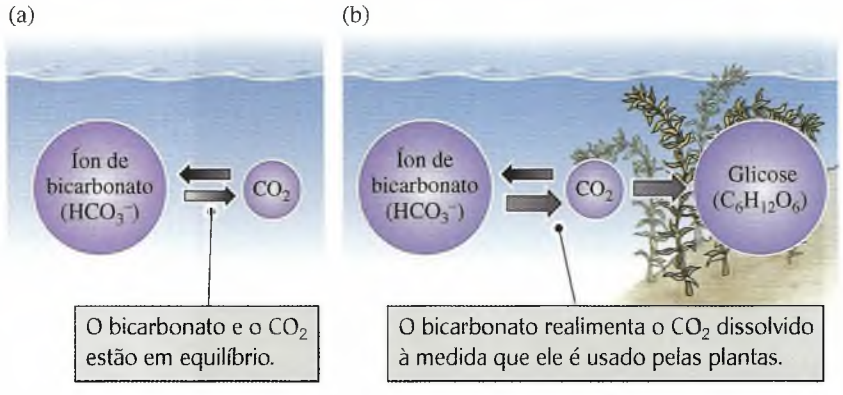


FIG. 3.12 Os íons de bicarbonato são uma fonte de CO_2 nos sistemas aquáticos. Quando as plantas e algas aquáticas deplecionam o suprimento de CO_2, ele é realimentado do depósito de íons de bicarbonato de sua vizinhança imediata ou de dentro de suas células. (a) O bicarbonato e o CO_2 dissolvido atingem um equilíbrio na água. (b) Quando as plantas e as algas removem o CO_2 da água durante a fotossíntese, a queda na concentração de CO_2 faz o bicarbonato liberar mais CO_2 na solução ($H^+ + HCO_3^- \rightarrow H_2O + CO_2$).

peito da alta concentração de íons de bicarbonato na água circundante destes organismos, a fotossíntese pode ser limitada pela disponibilidade do carbono.

Tanto os íons de bicarbonato quanto o CO_2 entram nas células das plantas aquáticas. Uma vez lá dentro, os íons de bicarbonato podem então ser usados diretamente como uma fonte de carbono para a fotossíntese, embora não tão eficientemente como o CO_2, que é a fonte primária de carbono. À medida que o CO_2 ele mesmo é assimilado da água durante a fotossíntese, e portanto deplecionado, os íons de bicarbonato se associam

uma vez mais com os íons de hidrogênio para produzir mais CO_2 (Fig. 3.12):

$$H^+ + HCO_3^- \rightarrow CO_2 + H_2O$$

Assim, os íons de bicarbonato e CO_2 existem num equilíbrio químico que representa o equilíbrio atingido entre H^+ e HCO_3^-, de um lado, e CO_2 e H_2O, do outro.

Oxigênio

O oxigênio é abundante na atmosfera, mas muito menos na água. A baixa solubilidade do oxigênio na água frequentemente limita o metabolismo dos animais em *habitats* aquáticos. Comparado com sua concentração atual de 0,21 litro por litro de ar (21% em volume) na atmosfera, a solubilidade do oxigênio na água atinge um máximo (a 0°C de água doce) de 0,01 litro por litro (1%). Esta limitação é composta pela taxa de difusão de oxigênio muito mais baixa na água do que no ar. Além disso, abaixo da zona fótica em corpos profundos de água, e em sedimentos e solos alagados, nenhum oxigênio é produzido pela fotossíntese. Portanto, como os animais e micróbios que vivem em águas profundas em lagos e em sedimentos lodosos de pântanos usam oxigênio para metabolizar materiais orgânicos, esses *habitats* podem se tornar severamente deplecionados de oxigênio dissolvido. Os *habitats* que são destituídos de oxigênio são denominados de **anaeróbicos** ou **anóxicos**. Tais condições impõem problemas para plantas terrestres, cujas raízes precisam de oxigênio para a respiração. Muitas plantas que vivem em *habitats* alagados, tais como o cipreste-calvo e muitos manguezais, têm tecidos vasculares especiais que se estendem das raízes que conduzem o ar diretamente da atmosfera (Fig. 3.13).

A temperatura limita a ocorrência de vida

Toda a vida depende da energia do Sol, não apenas para o suprimento do alimento criado pela fotossíntese, mas também para as condições de temperatura exigidas pela vida. A maioria dos processos fisiológicos ocorre somente dentro de intervalos de temperatura nos quais a água é líquida: 0°–100°C na superfície da Terra. Relativamente poucas plantas e animais podem sobreviver a temperaturas corporais acima de 45°C, o que define os limites superiores do intervalo fisiológico para a maioria dos organismos eucariotas.

O calor e as moléculas biológicas

Muito da influência da temperatura sobre os processos fisiológicos resulta da forma pela qual o calor afeta as moléculas orgânicas. O calor transmite uma alta energia cinética para os sistemas vivos, fazendo as moléculas biológicas se moverem e mudar suas formas rapidamente. Aumentando a taxa de movimento das moléculas, o calor também acelera as reações químicas. As taxas da maioria dos processos biológicos aumentam entre 2 e 4 vezes para cada 10°C de aumento na temperatura através de toda a abrangência fisiológica (Fig. 3.14). A razão da taxa de um processo fisiológico numa temperatura para sua taxa numa temperatura 10°C mais fria é referida como o $\mathbf{Q_{10}}$ daquele processo.

Temperaturas mais altas significam que os organismos podem se desenvolver mais rapidamente; nadar, correr e voar mais rápido; e digerir e assimilar mais alimentos. Assim, temperaturas crescentes têm um efeito positivo sobre a progressividade biológica. De fato, por causa da física da energia cinética, a produtividade biológica dentro da abrangência fisiológica é quase diretamente proporcional à temperatura em graus Celsius. A influência da temperatura é tão onipresente que alguns ecólogos, incluindo J. H. Brown e seus colegas da Universidade do Novo México, propuseram uma **teoria metabólica da ecologia**, que estabelece que a temperatura tenha efeitos consistentes numa gama de processos importantes para a ecologia e a evolução. Esses processos variam de taxa de metabolismo e desenvolvimento de indivíduos, passando pela produtividade de ecossistemas, até taxas de mutação genética, mudança evolutiva e formação de espécies.

É inquestionável que o calor acelera os processos da vida. Mais ainda, aumentar as temperaturas globais indubitavelmente acelerará esses processos ainda mais, com consequências ainda

FIG. 3.13 Os pneumatóforos das árvores calvas do cipreste conduzem ar da atmosfera para suas raízes. Esta adaptação proporciona oxigênio para as raízes quando o pântano onde crescem está inundado e os sedimentos alojados na água contêm pouco ou nenhum oxigênio dissolvido. Foto por David Muench/CORBIS.

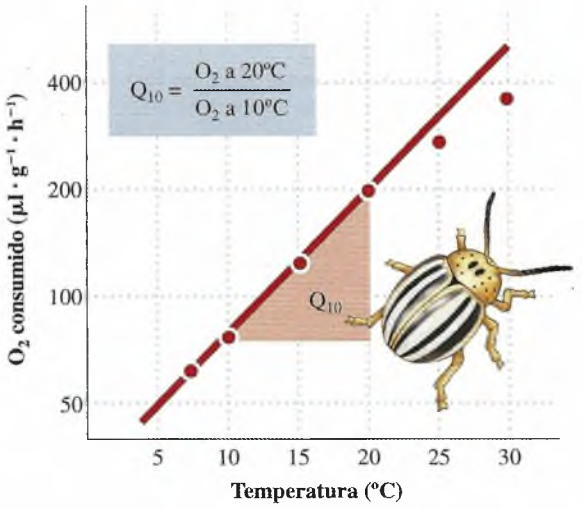


FIG. 3.14 O consumo de oxigênio aumenta em função da temperatura. Estes dados são do besouro-da-batata do Colorado. Segundo M. Marzusch, *Zeitschr. Vergl. Physiol.* 34:75–92 (1952).

imprevisíveis. Temperaturas altas podem também ter um efeito depressivo sobre os processos da vida, contudo. Em particular, as proteínas e outras moléculas biológicas tornam-se menos estáveis em temperaturas mais altas e podem não funcionar adequadamente ou manter sua estrutura. O movimento molecular causado pelo calor tende a abrir ou desnaturar aquelas moléculas.

Para existir em altas temperaturas, as proteínas devem estar ligadas por forças fortes de atração dentro e entre as moléculas para resistir a serem literalmente separadas. As proteínas das bactérias **termofílicas** ("amantes do calor") têm proporções mais altas de aminoácidos que formam ligações fortes entre elas mais do que as proteínas de outros organismos intolerantes ao calor. Consequentemente, algumas bactérias fotossintéticas podem tolerar temperaturas tão altas quanto 75°C, e algumas arqueobactérias podem viver em fontes térmicas em temperaturas de até 110°C, a temperatura da água fervendo! Não é surpresa que tais organismos sejam denominados de extremófilos. A temperatura afeta outros compostos biológicos também. As propriedades físicas de gorduras e óleos, que são grandes componentes das membranas celulares e constituem as reservas de energia dos animais, dependem da temperatura. Quando frias, as gorduras tornam-se rígidas (pense na gordura num pedaço de carne retirada do refrigerador); quando aquecidas, tornam-se fluidas.

Temperaturas baixas e congelamento

A temperatura na superfície da Terra raramente excede 50°C, exceto em fontes térmicas e no solo dos desertos quentes. Contudo, temperaturas abaixo do ponto de congelamento da água são comuns, particularmente na terra e em pequenos lagos, que podem se tornar gelo sólido durante o inverno. Quando células vivas se congelam, a estrutura cristalina do gelo rompe a maior parte dos processos da vida que podem danificar estruturas celulares delicadas, eventualmente causando a morte. Muitos organismos lidam com sucesso com temperaturas congelantes, ou mantendo suas temperaturas corporais acima do ponto de congelamento da água ou ativando mecanismos químicos que os capacitam a resistir ao congelamento e tolerar seus efeitos.

Pode lhe surpreender saber que vertebrados marinhos são suscetíveis ao congelamento na água fria do mar. Você poderia se perguntar como o sangue e os tecidos do corpo poderiam se congelar em água líquida. A resposta é que as substâncias dissolvidas deplecionam a temperatura de congelamento da água e outros líquidos. Enquanto a água pura se congela a 0°C, a água do mar, que contém cerca de 3,5% de sais dissolvidos, se congela a −1,9°C, ou quase 2°C mais fria. O sangue e os tecidos do corpo da maioria dos vertebrados contêm menos da metade da quantidade de sal da água do mar, e assim se congelam em temperaturas mais altas do que ela.

Duas questões vêm a mente. Primeiro, por que os peixes polares têm níveis altos de sal em seu sangue e tecidos? Segundo, como podem sobreviver em temperaturas tão baixas? Os peixes não usam os sais para evitar que seus fluidos corporais se congelem, porque altas concentrações de sal interfeririam com muitos processos bioquímicos. Em vez disso, alguns peixes antárticos contornaram sua suscetibilidade ao congelamento elevando as concentrações no sangue e nos tecidos de compostos tais como o glicerol — o álcool de três carbonos, uma droga comum chamada glicerina. Uma solução de 10% de glicerol reduz o ponto de congelamento da água por cerca de 2,3°C sem interromper severamente os processos bioquímicos. As glicoproteínas, a classe de proteínas que contém um ou mais carboidratos, também reduzem a temperatura de congelamento da água. Tais compostos anticongelantes em seus tecidos capacitam os peixes das regiões antárticas a permanecerem ativos na água do mar que está mais fria do que o ponto de congelamento do sangue dos peixes que habitam mares temperados ou tropicais (Fig. 3.15). Alguns invertebrados terrestres também usam a abordagem anticongelante; seus fluidos corporais podem conter até cerca de 30% de glicerol, em casos extremos, quando o inverno se aproxima.

FIG. 3.15 As glicoproteínas agem como um anticongelante biológico no bacalhau da Antártida. O sangue e os tecidos do peixe são impedidos de congelar pela acumulação de altas concentrações de glicoproteínas, que reduzem o ponto de congelamento para abaixo da temperatura mínima da água salgada (−1,8°C) e impedem a formação de cristais de gelo. Este peixe está sendo retirado por um buraco próximo à Estação McMurdo, Antártida. Note a cor vermelha brilhante de suas guelras, que indica um suprimento rico de sangue. Foto por John Bortniack, cortesia da NOAA.

O super-resfriamento proporciona uma segunda solução física para o problema do congelamento. Sob certas circunstâncias, os líquidos podem se resfriar abaixo do ponto de congelamento sem que cristais de gelo se formem. O gelo geralmente se forma em torno de algum objeto, chamado de *semente*, que pode ser um pequeno cristal de gelo ou outra partícula. Na ausência de sementes, a água pura pode se esfriar mais do que 20°C abaixo de seu ponto de congelamento sem se congelar. Tal super-resfriamento foi registrado a −8°C em répteis e a −18°C em invertebrados. As glicoproteínas no sangue desses animais adaptados ao frio impedem a formação de gelo ao coibir o desenvolvimento de cristais, que de outra forma agiriam como sementes.

Cada organismo funciona melhor sob um restrito intervalo de temperaturas

Cada organismo geralmente tem um intervalo estreito de condições ambientais às quais está melhor adaptado, o que define o seu **ótimo**. O ótimo é determinado pelas propriedades de suas enzimas e lipídios, as estruturas de suas células e tecidos, a forma de seus corpos, e outras características que influenciam a capacidade do organismo em funcionar bem sob as condições específicas de seu ambiente.

A temperatura é um bom exemplo de uma condição que pode permanecer dentro de um intervalo estreito para um organismo funcionar adequadamente. Retornando ao exemplo do peixe nos oceanos gelados que circundam a Antártida, muitas espécies nadam ativamente e consomem oxigênio numa taxa comparável aos peixes que vivem entre recifes de coral tropicais. Ponha um peixe tropical numa água fria, contudo, e ele se tornará lento e morrerá em breve; inversamente, peixes antárticos não podem tolerar temperaturas maiores do que 5°–10°C.

Como podem peixes de ambientes frios nadar tão ativamente quanto peixes nos trópicos? Nadar depende de uma série de reações bioquímicas, a maioria das quais são catalisadas por enzimas. Como a maioria dessas reações procede mais rapidamente em temperaturas altas do que em baixas, organismos adaptados ao frio devem ter mais de substrato para reações bioquímicas, mais de enzimas que catalisam a reação, ou uma diferença qualitativa na enzima propriamente dita. Uma enzima específica obtida de uma variedade de organismos que vivem sob diferentes condições pode apresentar diferentes propriedades catalíticas quando testadas sobre intervalos de temperatura, pH, concentração salina e abundância de substrato.

Os organismos algumas vezes acomodam mudanças previsíveis nas condições ambientais por ter mais de uma forma de uma enzima ou molécula estrutural, cada uma das quais funciona melhor dentro de um intervalo diferente de condições. A truta-arco-íris, por exemplo, experimenta temperaturas baixas no seu *habitat* nativo durante o inverno, quando as temperaturas da água podem cair próximo ao ponto de congelamento, e temperaturas muito mais altas no verão. Estas mudanças sazonais na temperatura são previsíveis, e a truta responde produzindo diferentes formas de muitas enzimas no inverno e no verão.

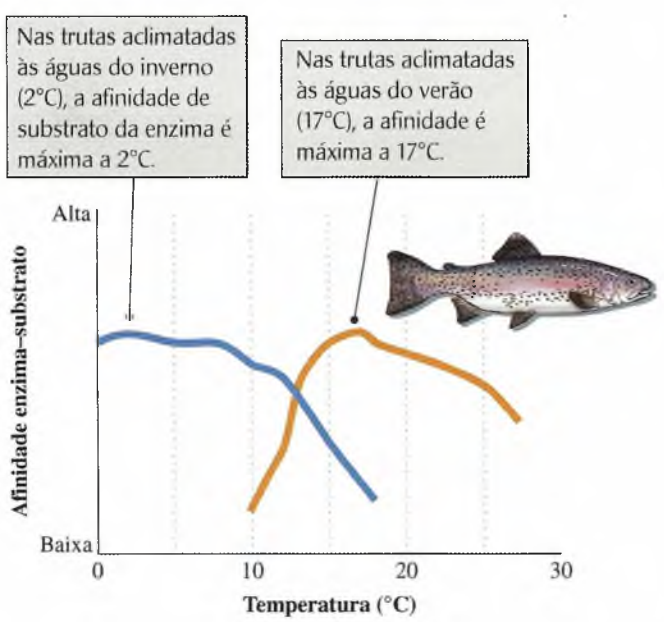


FIG. 3.16 Alguns organismos podem se aclimatar a condições ambientais mutantes. As trutas que crescem nas temperaturas do verão e do inverno possuem diferentes formas da enzima acetilcolinesterase. Dados de J. Baldwin e P. W. Hochachka, *Biochemical Journal* 116:883–887 (1970).

Uma destas enzimas é a acetilcolinesterase, que representa um papel importante para assegurar um funcionamento adequado do sistema nervoso ao degradar neurotransmissores. A afinidade desta enzima para seu substrato, o neurotransmissor acetilcolina, é uma boa medida da função da enzima. A afinidade de substrato na forma inverno da enzima é alta entre 0 e 10°C, mas cai rapidamente em temperaturas mais altas. A afinidade de substrato na forma de verão da enzima é baixa em 10°C, atinge um pico entre 15°C e 20°C e cai lentamente em temperaturas mais altas (Fig. 3.16). A forma da enzima que uma truta produz depende diretamente da temperatura da água em que vive. Quando a truta é mantida a 2°C, ela produz a forma de inverno; a 17°C, ela produz somente a forma de verão.

O ambiente térmico inclui diversas vias de ganho e perda de calor

Como a temperatura do corpo influencia as funções fisiológicas tão fortemente, os organismos devem administrar os ganhos e as perdas de calor cuidadosamente. A temperatura de uma substância reflete o seu conteúdo de calor, e a fonte última de calor na superfície da Terra é a luz do Sol. A maioria da radiação solar atingindo a superfície da Terra é absorvida pela água, solo, plantas e animais e convertida em calor. Cada objeto e cada organismo na Terra continuamente troca calor com a sua vizinhança (Fig. 3.17). Quando a temperatura do ambiente excede a do organismo, este ganha calor e se torna mais quente. Quando o ambiente é mais frio que o organismo, este perde calor para o ambiente e se resfria.

A **radiação** é a emissão de energia eletromagnética por uma superfície quente, que pode então ser absorvida por qualquer superfície mais fria. As fontes de radiação no ambiente incluem o Sol, o céu (luz refletida) e a paisagem (que irradia calor que absorveu do Sol). Os lagartos banhando-se nas rochas ganham calor diretamente por radiação do Sol. Quão rapidamente o objeto perde energia por radiação depende da temperatura da superfície irradiadora. A relação não é intuitiva, no sentido de que a radiação aumenta com o *quarto* da potência da temperatura absoluta (K). (O zero absoluto é 0 Kelvin, 0 K, e é igual a −273°C.) Analogamente, um pequeno mamífero com uma temperatura de pele de 37°C (310 K) irradia calor 30% mais rapidamente do que um lagarto de tamanho semelhante com uma temperatura de pele de 17°C (290 K). À noite, os objetos que se aqueceram à luz do Sol irradiam seu calor armazenado para as partes mais frias do ambiente (Fig. 3.18).

A **condução** é a transferência de energia cinética de calor entre substâncias em contato uma com a outra. Assim, um vácuo, ausente de todas as substâncias, não conduz calor. A água, por ser tão mais densa do que o ar, conduz calor 20 vezes mais rápido do que ele. A taxa na qual o calor passa entre o organismo e sua vizinhança depende do valor de isolação da superfície do organismo (sua resistência em transferir calor), sua área superficial e a diferença de temperatura entre o organismo e sua vizinhança. O organismo pode tanto ganhar quanto perder calor por

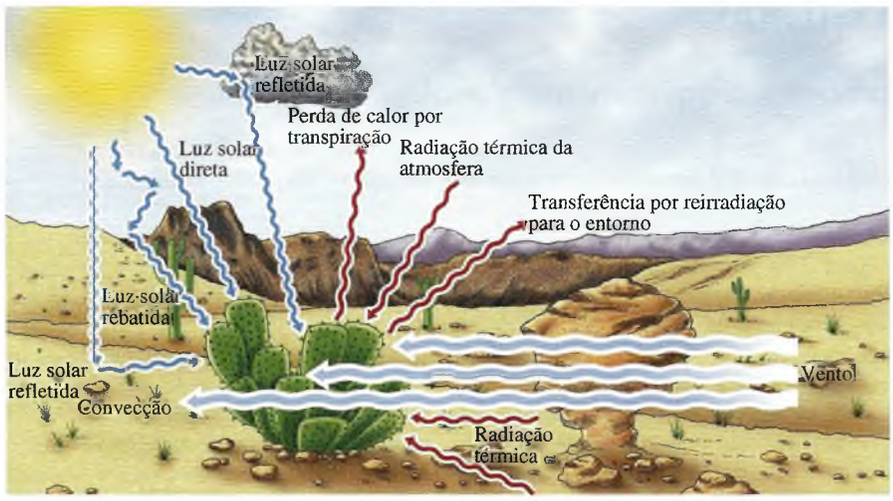


FIG. 3.17 Há muitas vias de troca de calor entre um organismo e seu ambiente. Segundo D. M. Gates, *Biophysical Ecology*, Springer-Verlag, New York (1980).

condução, dependendo de sua temperatura relativa à do ambiente. É por isso que os lagartos frequentemente se deitam esparramados sobre rochas quentes, aquecendo seus corpos por condução por baixo assim como por radiação do Sol por cima.

A **convecção** é a transferência de calor pelo movimento de líquidos e gases: as moléculas de ar ou água próximo a uma superfície quente ganham energia e se movem para longe da superfície. Como vimos, o ar conduz o calor fracamente. No ar parado, uma camada-limite de ar se forma sobre a superfície. Um organismo aquecido tende a aquecer a sua camada-limite até a temperatura de seu próprio corpo, efetivamente isolando-se contra a perda de calor. Uma corrente de ar fluindo sobre uma superfície tende a romper a camada-limite, tal que o calor pode ser transportado para longe do corpo por convecção. Esta convecção de calor para longe do corpo é a base do "fator de vento" do qual ouvimos falar no inverno nos relatórios sobre o tempo. Num dia frio, o movimento do ar faz você sentir tanto frio quanto se estivesse em um dia sem vento mas com uma temperatura mais baixa. Por exemplo, o vento soprando a 32 km por hora numa temperatura de ar de −7°C tem o poder de refrigeração do ar parado a −23°C.

A **evaporação** remove calor da superfície. A evaporação de 1 g de água da superfície do corpo remove 2,43 quilojoules (kJ) de calor quando a temperatura da superfície é de 30°C. As plantas transpiram e os animais respiram, a água se evapora de sua superfície de troca gasosa exposta, especialmente em temperaturas mais altas. No ar seco, a taxa de evaporação aproximadamente é o dobro daquela com temperatura 10°C menor.

Todos os ganhos e perdas de calor por um organismo constituem o seu **balanço de calor**, que relaciona a taxa de variação no seu conteúdo de calor com os ganhos e perdas através da radiação, convecção e evaporação, mais o calor interno que é gerado pela metabolização dos alimentos. Quando os ganhos e as perdas são perfeitamente equilibrados, a mudança do conteúdo de calor é zero. Como a evaporação e o metabolismo influenciam o conteúdo de calor, o balanço de calor está conectado aos balanços de sal, alimento e água do organismo, como ilustrado na Fig. 3.19. O alimento é a fonte de calor metabolicamente

FIG. 3.18 Os organismos perdem calor para o ambiente por radiação. Esta imagem térmica de um ganso-do-canadá num dia frio mostra que a taxa de perda de calor é maior através da cabeça, pescoço e pernas. Como a imagem registra a radiação infravermelha, as áreas mais claras indicam temperaturas mais altas. As aves estão andando numa estrada em direção a um campo. Cortesia de R. Boonstra, de R. Boonstra et al., *J. Field Ornithol.* 66:192–198 (1995).

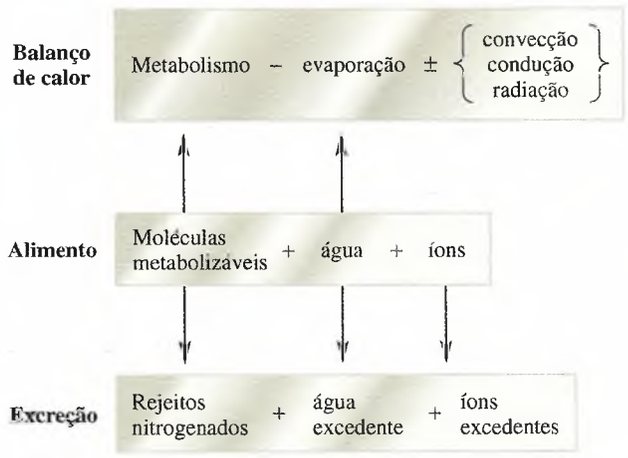


FIG. 3.19 Os balanços de calor, água, alimento e sal dos animais estão acoplados pela dieta, perda de calor evaporativa e excreção.

MUDANÇA GLOBAL

O dióxido de carbono e o aquecimento global

A maior parte da energia na parte visível do espectro solar que atinge a superfície da Terra é absorvida pela vegetação, pelo solo e pelas superfícies líquidas e convertida em energia térmica. Aquele calor é então irradiado da superfície aquecida da Terra de volta para o espaço como radiação infravermelha de baixa intensidade. Muito dessa radiação é absorvida pelos gases na atmosfera, tais como o dióxido de carbono, o vapor de água e o metano. A atmosfera dessa forma age como um cobertor, cobrindo a Terra e mantendo sua superfície aquecida. Como esse efeito de aquecimento se assemelha à maneira pela qual os vidros numa estufa mantêm calor, é chamado de **efeito estufa** (Fig. 1). Em algum momento, a energia absorvida atinge os níveis mais altos da atmosfera e é perdida para o espaço, mas numa taxa muito mais lenta do que seria na ausência dos componentes absorvedores de infravermelho na atmosfera — os assim chamados gases de estufa.

Acima de tudo, o efeito estufa grandemente beneficia a vida ao manter a temperatura da Terra dentro de um intervalo favorável. Contudo, a adição de CO_2 à atmosfera pelas atividades humanas, como o desmatamento de florestas e a queima de combustíveis fósseis, intensificou o efeito estufa — o bastante para causar um rápido aquecimento global de acordo com extensivas análises de dados climáticos e modelos de carbono global e dinâmica da energia.

Na década de 1950, Charles Keeling começou a registrar as concentrações de CO_2 atmosférico no topo da Montanha de Mauna Loa, de 3.400 m de altitude, na ilha do Havaí. Do ponto de vista da qualidade do ar, esse topo de montanha vulcânico é um dos lugares mais prístinos da Terra. Keeling quis determinar se as emissões antropogênicas estavam aumentando a concentração de CO_2 na atmosfera. Na época que ele começou seu estudo, os cientistas não tinham medidas precisas de longo prazo de concentrações de CO_2 atmosférico. No início de suas observações em 1958, a concentração de CO_2 era cerca de 316 partes por milhão (ppm; 316 moléculas de CO_2 por milhão de moléculas do ar, a maioria nitrogênio [N_2] e oxigênio [O_2]).

Os cientistas agora desenvolveram modos de medir as concentrações de CO_2 nos gases atmosféricos aprisionados nas calotas polares da Groenlândia e da Antártida. Aquelas medidas mostram que os níveis de CO_2 durante o último 0,5 milhão de anos têm variado com os ciclos glaciais, de cerca de 200 ppm durante os picos dos períodos glaciais até 300 ppm durante os períodos interglaciais quentes — incluindo a época recente até o início da Revolução Industrial no século 19. Nas décadas seguintes ao início do estudo de Keeling, suas medidas mostraram que as concentrações de CO_2 atmosférico estavam aumentando dramaticamente, até 352 ppm em 1990 e 384 ppm em 2007, sem nenhum sinal de estabilização (Fig. 2). À medida que a demanda por energia e as terras cultivadas crescem, a taxa de emissões de CO_2 para a atmosfera provavelmente aumentará ainda mais.

O dióxido de carbono é um potente gás de estufa. As previsões sobre quanto da temperatura da superfície da Terra se aquecerá em consequência do CO_2 atmosférico, contudo, variam consideravelmente. Os atuais modelos climáticos são consistentes em prever um aumento de cerca de 1,1°C a 6,4°C, com base nas temperaturas de 1990, no ano de 2100. Durante o século 20, a temperatura da superfície média da Terra aumentou de 0,74°C (Fig. 3). Entretanto, esses aumentos não estarão distribuídos uniformemente sobre a superfície da Terra. É provável que as temperaturas nos trópicos úmidos permaneçam relativamente estáveis, e os aumentos mais dramáticos ocorram nas altas latitudes, incluindo boa parte da área atualmente coberta pela floresta boreal e pela tundra. Os efeitos dos aumentos de temperatura nestas regiões provavelmente vão acelerar o aquecimento global. A redução de neve e cobertura de gelo reduzirão o albedo da superfície da Terra, fazendo com que absorva mais radiação solar. Temperaturas mais altas do solo e do *permafrost* intensificarão as taxas de respiração dos organismos do solo e sua liberação de CO_2 para atmosfera.

Os organismos já estão começando a responder às mudanças do clima no século passado. Dados de longo prazo para uma ampla gama de espécies das zonas temperadas do norte, principalmente, mostram que os limites de distribuição estão se movendo na direção do polo numa taxa de 6 km por década. A hora de ocorrência dos eventos da primavera, como o nascimento dos brotos, o tempo de floração e a chegada de aves em migrações para o norte, está avançando por uma média de 2,3 dias por década. A Terra foi quente no passado e entrou recentemente em diversos ciclos glaciais, nos quais as condições climáticas mudaram de quente para frio e de volta. A diferença agora está na taxa na qual estas mudanças estão ocorrendo e nas rupturas para ambos os sistemas naturais e as populações humanas que vão provavelmente resultar delas. O tempo e a natureza destas rupturas são difíceis de prever, mas é certo que ocorrerão.

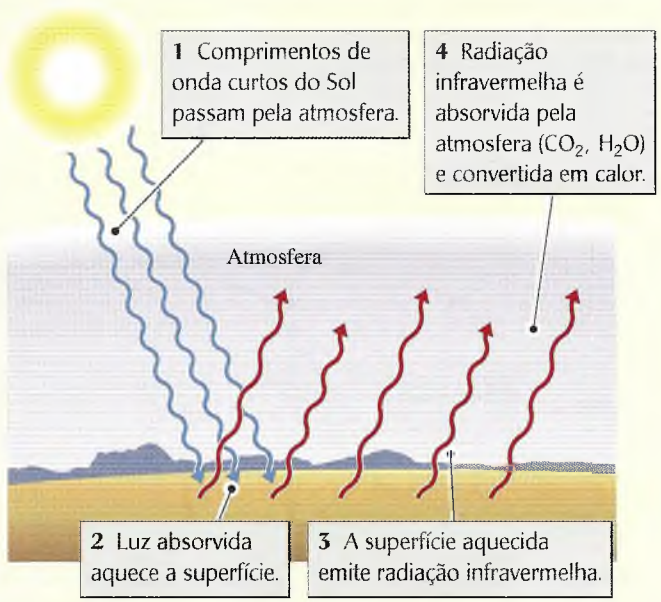


FIG. 1 O efeito estufa resulta da absorção de radiação infravermelha pelo CO_2 e outros gases de estufa na atmosfera.

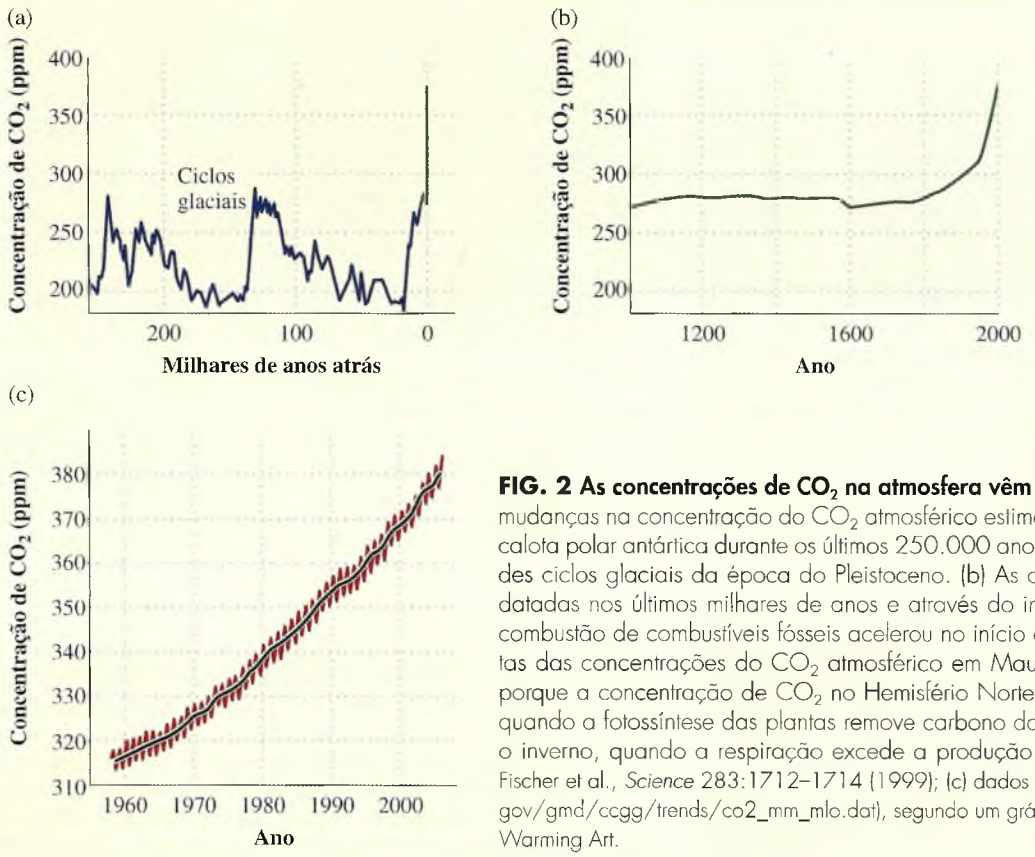


FIG. 2 As concentrações de CO_2 na atmosfera vêm mudando com o tempo. (a) As mudanças na concentração do CO_2 atmosférico estimada a partir de gases presos na calota polar antártica durante os últimos 250.000 anos, incluindo os dois últimos grandes ciclos glaciais da época do Pleistoceno. (b) As concentrações do CO_2 do gelo datadas nos últimos milhares de anos e através do início da Revolução Industrial. A combustão de combustíveis fósseis acelerou no início do século XIX. (c) Medidas diretas das concentrações do CO_2 atmosférico em Mauna Loa, Havaí. A curva oscila porque a concentração de CO_2 no Hemisfério Norte é mais baixa durante o verão, quando a fotossíntese das plantas remove carbono da atmosfera, e mais alta durante o inverno, quando a respiração excede a produção das plantas. (a, b) Dados de H. Fischer et al., *Science* 283:1712–1714 (1999); (c) dados da NOAA (http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/co2_mm_mlo.dat), segundo um gráfico por R. A. Rohde para a Global Warming Art.

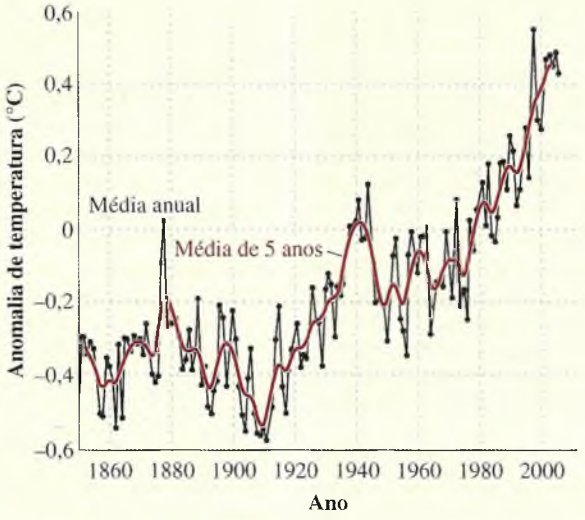


FIG. 3 As anomalias (diferenças da temperatura média durante o período de 1961–1990) mostram o aumento da temperatura média da superfície global desde 1850. Dados compilados do United Kingdom Meteorological Office Hadley Centre (base de dados HadCRUT3); veja P. Brohan et al., *Journal of Geophysical Research* 111:D12106, DOI:10.1029/2005JD006548 (2006).

produzido, e ele também contém água e sais. A perda de calor evaporativo está sempre acompanhada pela perda de água, que pode ser reposta pela ingestão (onde a água livre está disponível). A água também é produzida pelo metabolismo de compostos orgânicos.

O tamanho do corpo e a inércia térmica

A maioria das trocas de calor e materiais entre o organismo e seu ambiente ocorre através da superfície corporal. Organismos maiores têm menos área superficial comparada com o volume de seus tecidos do que os organismos menores, e assim a troca entre o organismo e seu ambiente se torna mais difícil à medida que o tamanho do corpo aumenta. Quando os organismos diferem somente em tamanho, e não em forma, a área superficial (S) tende a aumentar com o quadrado do comprimento (L), enquanto o volume (V) tende a crescer com o cubo do comprimento. Analogamente, a razão superfície/volume de fato diminui proporcionalmente ao comprimento:

$$\frac{S}{V} = \frac{L^2}{L^3} = \frac{1}{L}$$

A taxa superfície–volume mais baixa dos organismos maiores é uma mistura abençoada. De um lado, os organismos maiores perdem calor através de sua superfície menos rapidamente do que os indivíduos menores e a sua **inércia térmica** pode ser uma vantagem em ambientes frios. Por outro lado, indivíduos maiores não podem se livrar do excesso de calor tão rapidamente quanto os menores e portanto correm um risco maior de sobreaquecer em ambientes quentes. Em geral, contudo, um tamanho maior e uma razão menor superfície–volume tornam mais fácil para um organismo manter um ambiente interno constante em face de condições externas variantes. Esse princípio se aplica à regulação da água, sais e outras substâncias assim como ao calor.

FIG. 3.20 As andorinhas-do-mar-escuras podem tolerar uma área de nidificação quente. Esta andorinha-do-mar-escura (*Sterna fuscata*) está assentada sobre seus ovos no sol quente das Ilhas Christmas, localizadas no equador no Oceano Pacífico central. Foto por R. E. Ricklefs.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Mantendo-se frio em ilhas tropicais. Sentado numa areia de praia numa ilha tropical, você ganha uma enorme quantidade de calor por radiação do Sol acima. Você se livra de boa parte desta carga térmica pela evaporação do suor da sua pele. Embora poucos animais suem da forma como os humanos, todos perdem calor por evaporação de suas superfícies respiratórias. Quando a água é escassa, o resfriamento evaporativo é uma opção menos desejável, e os animais tendem a reduzir as suas cargas térmicas permanecendo fora do sol. Por que, então, diversas espécies de aves marinhas, tais como as andorinhas-do-mar-escuras (Fig. 3.20), aninham-se a pleno sol direto na areia sobre pequenos atóis de coral nos trópicos? As andorinhas-do-mar-escuras são expostas a níveis dolorosos de radiação solar durante o meio do dia, incluindo a luz refletida da areia, enquanto outras espécies de tamanho semelhante e coloração semelhante, como as pardelas-do-pacífico, constroem seus ninhos em covas profundas abaixo da superfície da areia.

O biólogo de aves marinhas Paul Sievert raciocinou o porquê de as duas espécies fazerem seus ninhos de forma tão diferente. A sabedoria convencional diz que as pardelas-do-pacífico aninham-se em covas para evitar predadores como as fragatas que, sempre vigilantes, mergulham para coletar ovos e filhotes abandonados. Por acaso, contudo, a densidade das pardelas-do-pacífico nas Ilhas Tern, no noroeste das Ilhas Havaianas, é tão grande e a areia tão dura para cavar, que muitas fazem ninhos na superfície à beira do desespero. Destas aves descobriu-se que têm um sucesso de aninhamento muito baixo, porque foram forçadas a abandonar seus ovos sob intensa radiação solar. Se os ovos não fossem levados pelas fragatas, eles se aqueceriam no sol e desenvolveriam embriões mortos. Contudo, Sievert descobriu que se sombreasse as superfícies dos ninhos com placas em forma de A, as pardelas-do-pacífico eram capazes de se reproduzir com sucesso, porque os adultos poderiam permanecer sobre os ovos por toda a parte central do dia (Fig. 3.21).

Este experimento simples demonstrou a importância do ambiente térmico para as pardelas-do-pacífico mas não explicou como as andorinhas-do-mar-escuras podem se aninhar na superfície de Sol a pino no mesmo ambiente. A chave para este quebra-cabeça jaz nas dietas e na estratégia de forrageamento das duas espécies. As andorinhas-do-mar se alimentam de peixes e lulas em áreas próximas às suas áreas de nidificação. O macho e a fêmea delas alternam o dever de incubação, e nenhum deles fica sobre o ninho mais do que um dia ou dois de cada vez. As pardelas têm uma dieta similar à das andorinhas, mas se alimentam a centenas de quilômetros de seus ninhos. Elas digerem a maior parte do que comem enquanto forrageiam no mar, e convertem a energia em excesso em gordura, que metabolizam durante seus períodos de incubação. Em contrapartida, as andorinhas voltam do mar para seus ninhos com o estômago cheio de alimento com água, o que proporciona um reservatório de água livre para compensar a perda evaporativa de calor. Lembre que os peixes são hipotônicos em relação à água do mar, e assim proporcionam um suprimento relativamente barato de água livre. As pardelas têm bastante gordura para supri-las de energia através de um voo prolongado, mas gordura contém muito menos água do que peixe fresco, e mesmo a água produzida pelo metabolismo da gordura é insuficiente para dissipar a carga térmica que absorvem sob pleno sol. Então por que as pardelas-do-pacífico não bebem a água do mar abundante por toda parte? A água do mar contém tanto sal que elas teriam que usar a mesma quantidade de água que consomem somente para excretar o sal através de suas glândulas. Como Coleridge colocou: "Água, água em toda parte, e nem uma gota para beber!"

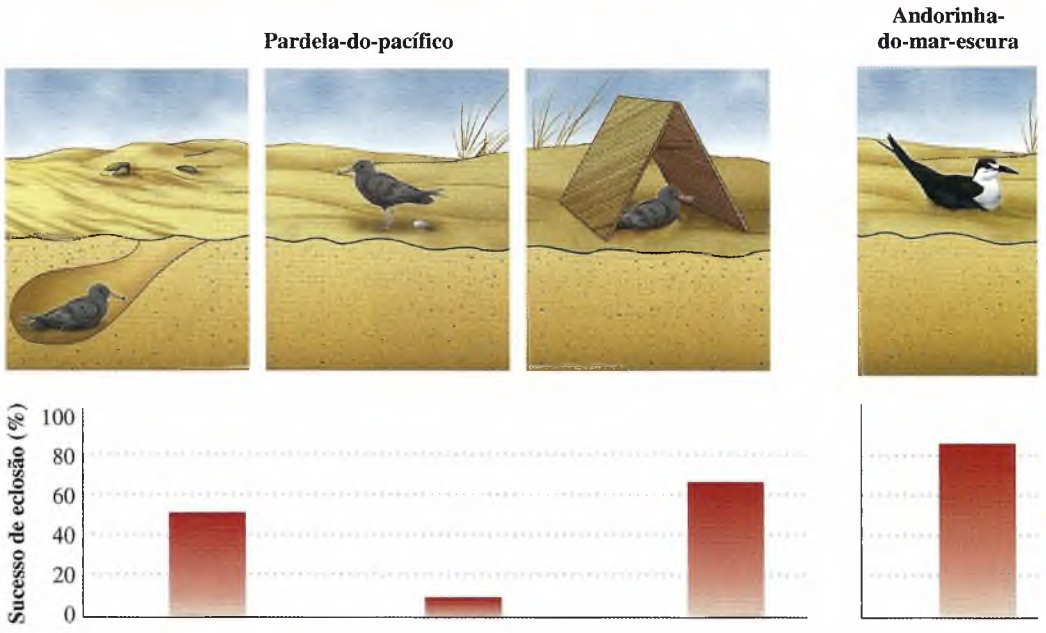


FIG. 3.21 O sucesso da eclosão das pardelas-do-pacífico é altamente dependente do ambiente térmico. O sucesso de eclosão é medido como uma percentagem de ovos postos que eclodem. Os indivíduos protegidos do sol em covas ou em sombras artificiais têm uma taxa de sucesso maior do que aqueles nidificados a céu aberto. Dados de cortesia de Paul Sievert.

A homotermia aumenta a taxa metabólica e a eficiência

Manter uma temperatura corporal interna é benéfico para um organismo porque suas reações bioquímicas podem ser ajustadas para trabalhar mais eficientemente naquela temperatura. A **homeostase** é a capacidade do organismo em manter as condições internas constantes em face de um ambiente externo variante. Todos os organismos apresentam homeostase em certo grau, como vimos no caso do equilíbrio de sal e água, embora a ocorrência e a eficácia dos mecanismos homeostáticos variem. A despeito de como os organismos regulam seus ambientes internos, todos os sistemas homeostáticos apresentam uma **retroalimentação negativa**, significando que quando o sistema se desvia do seu estado desejado, ou ponto de operação, mecanismos de resposta interna agem de forma a restaurar aquele estado (Fig. 3.22). O termostato usado para regular a temperatura do quarto de sua casa trabalha pelo mesmo princípio. Quando a casa está fria, uma chave sensível à temperatura liga o aquecedor, que a restaura ao seu nível desejado.

A maioria dos mamíferos e aves mantém sua temperatura corporal entre 36° e 41°C, mesmo que a temperatura de sua vizinhança possa variar de −50°C a +50°C. Cada regulação de temperatura, que é denominada de **homeotermia** (a palavra grega *homos* significa "mesmo"), cria condições de temperatura constante (homeotérmica) dentro das células, sob as quais os processos podem acontecer eficientemente. Por outro lado, as temperaturas dos corpos dos organismos **pecilotérmicos** (a palavra grega *pecilo* significa "variante"), como sapos e gafanhotos, se ajustam à temperatura externa. Assim os sapos não podem funcionar em temperaturas extremamente altas ou baixas, e são ativos somente dentro de uma pequena parte do intervalo de temperatura sob o qual os mamíferos e as aves prosperam.

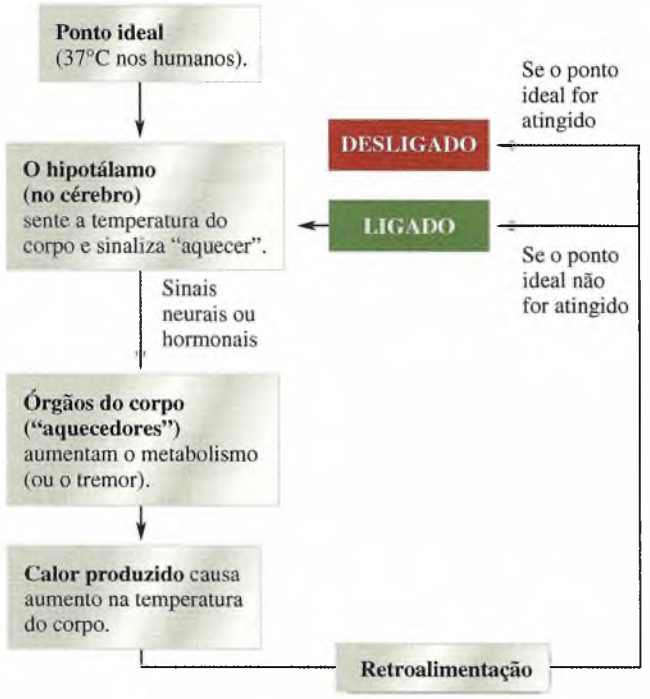


FIG. 3.22 As características essenciais de um sistema de retroalimentação negativa incluem sensores e chaves. O hipotálamo, como um termostato, compara a temperatura do corpo com um ponto desejado. Quando os dois diferem, ele sinaliza aos órgãos do corpo para trazer a temperatura de volta ao ponto ideal.

Ectotérmicos

Muitos organismos, incluindo os répteis, insetos e plantas, ajustam seu equilíbrio de calor comportamentalmente, simplesmente movendo-se para fora e para dentro da sombra, mudando sua orientação em relação ao Sol, ou ajustando o seu contato com os substratos quentes. Como o calor que usam para elevar suas temperaturas vem de fora do corpo, os biólogos se referem a esses animais como **ectotérmicos** (a palavra grega *ecto* significa "exterior"). Os ectotérmicos tendem a ser pequenos (insetos)

ou ter baixas taxas metabólicas (répteis e anfíbios) que não são suficientes para compensar a perda de calor na maioria dos ambientes. Contrariamente, os animais que podem gerar suficiente calor metabólico para elevar suas temperaturas corporais são denominados de **endotérmicos** (a palavra grega *endo* significa "dentro").

Quando os lagartos-de-chifre estão frios, eles ficam colados contra o solo e ganham calor por condução da superfície aquecida. Quando estão aquecidos, diminuem sua superfície de exposição elevando-se sobre suas pernas. O comportamento de banhar-se ao sol é altamente disseminado entre répteis e insetos, que podem usá-lo eficientemente para regular suas temperaturas corporais dentro de um intervalo estreito. De fato, suas temperaturas podem subir consideravelmente acima da do ar circundante, dentro do intervalo das aves e dos mamíferos.

Homeotérmicos e endotérmicos

Os organismos com altas temperaturas corporais internas, como as aves e os mamíferos, obtêm vantagem de um benefício adicional de atividade biológica acelerada, o que os torna mais capazes para forragear e escapar de predadores e competir com outros indivíduos. Contudo, sustentar condições internas que se diferenciam significativamente de condições do ambiente externo exige trabalho e energia. Considere o custo, para as aves e mamíferos, de manter temperaturas corporais altas constantes em ambientes frios. À medida que a temperatura do ar cai, o gradiente (diferença) entre os ambientes internos e externos aumenta. O calor é perdido através das superfícies corporais numa proporção direta ao seu gradiente. Um animal que mantém sua temperatura a 40°C perde calor duas vezes mais rápido num ambiente (vizinhança) de temperatura de 20°C (um gradiente de 20°C) do que num ambiente de 30°C (um gradiente de apenas 10°C). Para manter uma temperatura corporal constante, os organismos endotérmicos devem substituir a perda de calor para seu ambiente via geração de calor metabólico. Assim, a taxa de metabolismo exigida para manter a temperatura do corpo aumenta em proporção direta à diferença das temperaturas do corpo e do ambiente, todas as outras variáveis mantendo-se constantes.

A capacidade de um organismo em manter uma alta temperatura corporal enquanto exposto a temperaturas externas baixas é limitada a curto prazo por sua capacidade fisiológica de gerar calor e, a longo prazo, por sua capacidade em obter alimento. Em temperaturas extremamente baixas, os animais podem morrer de fome, em vez de congelar até morrer, se metabolizarem energia para manter a temperatura do corpo mais rapidamente do que possam obter energia do alimento.

Como são muito pequenos, os beija-flores têm uma grande razão superfície–volume, e consequentemente perdem calor rapidamente em relação à quantidade de tecido que está disponível para produzir calor. Em consequência, os colibris devem sustentar altas taxas metabólicas para manter suas temperaturas corporais em repouso próximas de 40°C. As espécies que vivem em climas frios morreriam de fome à noite se não entrassem em **torpor**, uma condição voluntária e reversível de temperatura corporal baixa e inatividade. Por exemplo, o beija-flor das West Indies, *Eulampis jugularis*, reduz sua temperatura corporal a 18°–20°C quando em repouso à noite. Ele não cessa de regular sua temperatura corporal; meramente muda o ponto de ajuste no seu termostato para reduzir a diferença entre a temperatura do ambiente e de seu corpo, dessa forma reduzindo o gasto de energia necessária para manter sua temperatura no nível adequado (Fig. 3.23).

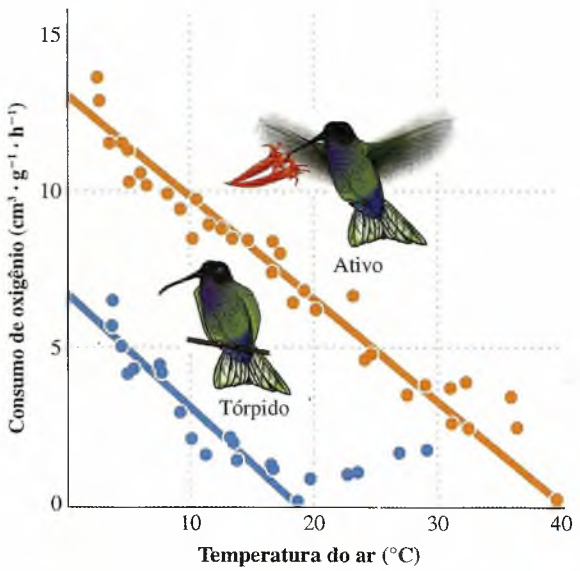


FIG. 3.23 Os beija-flores mantêm a temperatura corporal continuamente baixa quando em torpor. No beija-flor das West Indies, *Eulampis jugularis*, o metabolismo da energia (medido pelo consumo de oxigênio) aumenta com o decréscimo da temperatura do ar durante os períodos de torpor e de atividade normal. A ave regula sua temperatura em cada situação, mas em níveis fixos diferentes. Segundo F. R. Hainsworth e L. L. Wolf, *Science* 168:368–369 (1970).

Troca de calor contracorrente

Como vimos, o calor é conduzido das substâncias mais quentes para as mais frias. Em algum ponto, a temperatura se equaliza e o movimento líquido de calor cessa. Assim, a condução de calor, particularmente das extremidades expostas, trabalha contra a manutenção de uma temperatura corporal quente constante. A natureza tem descoberto muitas soluções para este problema, e entre as mais simples e as mais efetivas está um arranjo de vasos sanguíneos nas extremidades chamado de **circulação contracorrente**. No sistema de circulação contracorrente, o sangue fluindo do corpo em direção às extremidades continuamente encontra sangue retornando do corpo. Como as pernas e os pés da maioria das aves não têm penas, eles seriam grandes vias de perda de calor em regiões frias onde não mantivessem uma temperatura mais baixa do que o resto do corpo (Fig. 3.24). Gaivotas de pé sobre o gelo, ou nadando com seus pés em águas frígidas, conservam calor através da circulação contracorrente e suas pernas. O sangue quente nas artérias fluindo para os pés se resfria à medida que passa próximo às veias que retornam sangue frio para o corpo. Dessa forma, o calor é transferido do sangue arterial para o venoso e transportado de volta para o corpo em vez de ser perdido para o ambiente. Os pés propriamente ditos são mantidos somente ligeiramente acima do congelamento, o que minimiza a transferência de calor para o ambiente. Os músculos usados na natação e na caminhada estão na parte superior da perna, isolados pelas penas e mantidos próximos à temperatura do núcleo do corpo.

O princípio da circulação contracorrente aparece frequentemente em adaptações que aumentam o fluxo de calor ou de materiais entre os fluidos. A tuna usa o mesmo princípio para reter

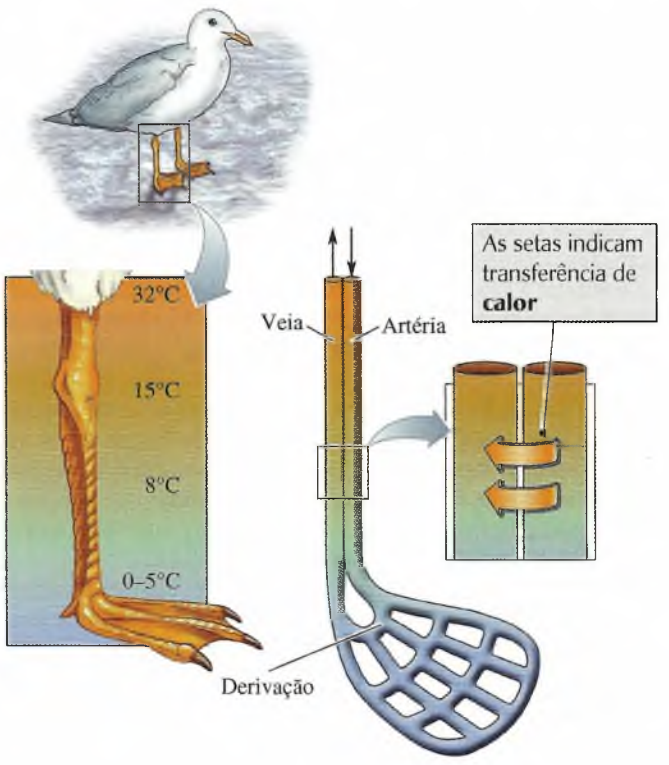


FIG. 3.24 A circulação contracorrente impede a perda de calor pelas extremidades. As temperaturas da pele da perna e do pé de uma gaivota em pé no gelo são mantidas mais baixas do que a do resto do corpo. O sistema de circulação contracorrente na perna e no pé está diagramado à direita. Uma derivação entre a artéria e a veia na perna causa uma constrição nos vasos sanguíneos, e assim restringe o fluxo sanguíneo e a perda de calor, sem aumento da pressão sanguínea. Segundo L. Irving, *Sci. Am.* 214:93–101 (1966); K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology*, Cambridge University Press, New York (1975).

calor dos músculos natatórios ativos próximos ao núcleo do corpo, uma estratégia que permite a elas nadarem rapidamente e capturarem peixes menores mesmo em oceanos frios. As guelras dos peixes são projetadas para que o sangue e a água fluam em direções opostas para maximizar a troca de gases dissolvidos. Entre os organismos terrestres, as aves têm uma estrutura pulmonar única, a qual, diferente dos mamíferos, resulta num fluxo unidirecional de ar oposto ao fluxo do sangue. Esta adaptação permite às aves, com pulmões cujo peso e volume são pequenos, atingirem altas taxas de oxigênio exigidas por seus estilos de vida ativos.

Muitos atributos do ambiente físico, incluindo a disponibilidade de água, nutrientes e íons minerais, luz e calor, determinam a abundância e a produtividade da vida, direcionam as adaptações evolutivas e influenciam a distribuição de animais e plantas sobre a superfície da Terra. Como veremos no próximo capítulo, o ambiente físico varia de formas previsíveis que moldam o caráter dos sistemas ecológicos.

RESUMO

1. A maior parte da energia para a vida em última instância vem da luz do Sol. A radiação solar varia num espectro de comprimentos de onda. A parte visível do espectro varia entre cerca de 400 nm (violeta) e 700 nm (vermelho).

2. A intensidade da luz atingindo uma superfície é denominada de sua irradiância. A irradiância no topo da atmosfera da Terra é reduzida nos períodos noturnos sem luz, pela reflexão da luz pelas nuvens e pela absorção da luz pela atmosfera antes que ela atinja a superfície da Terra. A maior parte da radiação solar atingindo a Terra é refletida de volta para o espaço pelos oceanos, neve, gelo e solo. A proporção de luz refletida por uma superfície é conhecida como o albedo dessa superfície.

3. As plantas extraem energia principalmente da porção de alta intensidade e curto comprimento de onda do espectro, o que aproximadamente coincide com a luz visível. Diferentes pigmentos fotossintéticos, como clorofilas e carotenoides, absorvem luz de comprimentos de onda específicos dentro da porção visível do espectro.

4. Pigmentos fotossintéticos absorvem fótons de luz e convertem isso em energia e compostos de alta energia tais como NADPH e ATP. Esses compostos podem então ser usados como fonte de energia para outras reações bioquímicas.

5. Durante a fotossíntese, a maioria das plantas assimila carbono através de uma reação (a via fotossintética C_3) catalisada pela enzima Rubisco. Esta enzima tem uma baixa afinidade por CO_2, resultando de uma baixa eficiência de assimilação de carbono. A afinidade de ligação da Rubisco com o oxigênio faz acontecer a fotorrespiração em baixas concentrações de CO_2 e altas temperaturas.

6. As plantas podem aumentar a concentração de CO_2 nas suas folhas abrindo seus estômatos. Contudo, como o CO_2 é escasso na atmosfera (0,038%), ele se difunde nas folhas muito mais lentamente do que a água se move para fora delas por meio da transpiração, particularmente em ambientes quentes. Assim, a necessidade de uma planta em evitar a perda de água pode restringir seu acesso ao CO_2 atmosférico para a fotossíntese.

7. Algumas plantas adaptadas a altas temperaturas adicionam um passo ao processo de assimilação de carbono que produz um composto de quatro carbonos. Esta reação, que ocorre no mesofilo das folhas, é catalisada por uma enzima, a PEPcase, que tem uma alta afinidade com CO_2. O carbono assimilado é então movido para um feixe de células, onde as reações de luz e o ciclo de Calvin–Benson acontecem.

8. Muitas plantas suculentas do deserto, incluindo os cactos, usam o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), uma via que é similar à fotossíntese C_4, exceto que a assimilação do carbono é feita à noite, enquanto a transpiração é mínima e a assimilação do carbono é liberada internamente para o ciclo de Calvin–Benson durante o dia.

9. As plantas adaptadas à seca e as adaptadas ao calor têm várias adaptações para reduzir a transpiração e as cargas térmicas, incluindo cílios, superfícies foliares que estabelecem camadas-limite de ar úmido, folhas finamente subdivididas que dissipam calor, superfícies foliares à prova de água com cutículas serosas e estômatos protegidos por covas cheias de cílios.

10. Embora o CO_2 seja escasso na atmosfera, ele é mais abundante nos sistemas aquáticos, onde se dissolve para formar íons de bicarbonato. A disponibilidade de carbono nos sistemas aquáticos é limitada, contudo, pela taxa de difusão do gás CO_2 e dos íons de bicarbonato através da água, especialmente através de camadas-limite de água parada que se formam nas superfícies das plantas e das algas.

11. O oxigênio é abundante na atmosfera, mas é relativamente escasso na água, onde sua solubilidade e taxa de difusão são baixas. O oxigênio pode ser deplecionado pela respiração (produzindo condições anóxicas), especialmente em ambientes onde não pode ser substituído pela fotossíntese.

12. As taxas na maioria dos processos fisiológicos aumentam pelos fatores de 2 a 4 para cada 10°C de aumento na temperatura dentro do intervalo fisiológico. Esse fator é conhecido como o Q_{10} de um processo. A generalidade deste efeito de temperatura foi introduzida na teoria metabólica da Ecologia.

13. Temperaturas mais altas geralmente aceleram os processos fisiológicos, mas também podem fazer as proteínas e outras moléculas biológicas se decomporem e perderem sua estrutura e função. Alguns extremófilos podem tolerar temperaturas muito altas porque suas proteínas são quimicamente projetadas para gerar forças intensas de atuação para manter as moléculas juntas.

14. Os organismos em ambientes frios resistem a temperaturas congelantes abaixando o ponto de congelamento de seus fluidos corporais com glicerol ou glicoproteínas, ou pelo resfriamento dos seus fluidos corporais.

15. A maioria dos organismos funciona melhor dentro de um intervalo estreito de condições ambientais. Este ótimo é determinado pelas características, como a estrutura, a função e a quantidade de suas enzimas, que influenciam a capacidade do organismo em operar sob condições diversas.

16. A temperatura de um organismo está intimamente ligada a seu ambiente térmico, o que influencia os ganhos e as perdas de calor através da radiação, condução, convecção e evaporação. Junto com o calor produzido metabolicamente, esses fatores constituem o balanço de calor do organismo.

17. A manutenção de condições internas constantes, chamadas de homeostase, depende dos mecanismos de retroalimentação negativa. Os organismos percebem as mudanças no seu ambiente interno e respondem de maneira a trazer de volta aquelas condições a um nível predeterminado.

18. A homeostase requer energia quando um gradiente entre as condições internas e externas precisa ser mantido. Por exemplo, os endotérmicos devem gerar calor metabolicamente para equilibrar a perda de calor para suas vizinhanças mais frias.

19. Os organismos empregam diversos mecanismos para controlar a perda de calor. Um dos mais eficientes destes é a circulação contracorrente. Na extremidade de aves e mamíferos, a circulação contracorrente transfere calor do sangue arterial para o sangue venoso, e as extremidades são mantidas mais frias que o resto do corpo.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique como a luz serve como fonte em última instância de energia para um animal carnívoro.

2. Que comprimentos de luz as algas que vivem em águas profundas devem usar para a fotossíntese?

3. Por que a fotossíntese C_3 é ineficiente quando a concentração de CO_2 na folha é baixa?

4. Descreva custos e benefícios de uma planta em abrir seus estômatos para aumentar a concentração de CO_2 nas suas folhas.

5. Como a fotossíntese C_4 resolve o problema da baixa concentração de CO_2 na folha?

6. Como as plantas CAM resolvem o problema de obter CO_2 para fotossíntese enquanto minimizando a perda de água?

7. Explique como as plantas usam adaptações estruturais para reduzir a perda de água.

8. Como as camadas-limite que circundam as plantas aquáticas inibem a capacidade da planta em obter CO_2 para a fotossíntese?

9. Se o oxigênio é muito abundante no ar, por que o metabolismo dos organismos aquáticos frequentemente é limitado pelo oxigênio?

10. Descreva as diferentes adaptações que os animais desenvolveram para sobreviver em temperaturas congelantes.

11. Como diferentes formas de uma enzima permitem aos organismos viver num amplo intervalo de temperaturas?

12. Se uma cobra está sobre uma rocha no sol do deserto, como é a temperatura corporal da cobra afetada pela radiação, condução, convecção e evaporação?

13. Por que o torpor é uma adaptação particularmente boa para endotérmicos de corpo pequeno?

LEITURAS SUGERIDAS

Angilletta, M. J., Jr., P. H. Niewiarowski, and C. A. Navas. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249–268.

Bennett, A. F., and J. A. Ruben. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science* 206:649–654.

Black, C. C., and C. B. Osmond. 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: "working the night shift." *Photosynthesis Research* 76:329–341.

Brock, T. D. 1985. Life at high temperatures. *Science* 230:132–138.

Brown, J. H., et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.

Ehleringer, J. R., et al. 1991. Climate change and the evolution of C_4 photosynthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 6:95–99.

Fenchel, T., and B. J. Finlay. 1994. The evolution of life without oxygen. *American Scientist* 82:22–29.

Gates, D. M. 1965. Energy, plants, and ecology. *Ecology* 46:1–13.

Huey, R. B., and R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357–366.

Karov, A. 1991. Chemical cryoprotection of metazoan cells. *BioScience* 41:155–160.

Keeley, J. E. 1990. Photosynthetic pathways in freshwater aquatic plants. *Trends in Ecology and Evolution* 5(10):330–333.

Lee, R. E., Jr. 1989. Insect cold-hardiness: To freeze or not to freeze. *BioScience* 39:308–313.

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25:239–250.

Sage, R. F. 2004. The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytologist* 161:341–370.

Watanabe, M. E. 2005. Generating heat: New twists in the evolution of endothermy. *BioScience* 55:470–475.

Whorf, T. P., and C. D. Keeling. 1998. Rising carbon. *New Scientist* 157(2124):54.

CAPÍTULO 4

Variação no Ambiente: Clima, Água e Solo

Poucas pessoas tomam decisões importantes baseadas nos boletins diários do tempo. O tempo é notoriamente irregular e imprevisível. Em escala global, entre as mais dramáticas influências sobre os padrões de tempo, estão os chamados eventos El Niño, que são associados com mudanças periódicas nos padrões de pressão do ar sobre o Oceano Pacífico Central e Ocidental. A causa dessas mudanças é pouco compreendida, mas os efeitos têm sido sentidos, para melhor e para pior, pela maioria da população humana. Por exemplo, o evento El Niño de 1991–1992, um dos mais fortes já registrados, foi acompanhado pela pior seca do século 20 na África, causando uma baixa produção agrícola e espalhando a fome por toda parte. O evento trouxe uma seca extrema a muitas áreas da América do Sul tropical, assim como da Australásia. O calor e a seca na Austrália reduziram as populações de cangurus-vermelhos a menos da metade dos seus níveis anteriores ao evento. Fora dos trópicos e dos subtrópicos, os eventos El Niño tendem a aumentar, mais do que diminuir, a precipitação, intensificando a produção dos sistemas naturais e agriculturais, mas também causando inundações. O evento El Niño de 1997–1998 é culpado por 23.000 mortes — a maioria de fome — e 33 bilhões de dólares de danos a plantações e propriedades em todo o mundo.

As mudanças no clima — sejam locais ou afetando a maior parte do globo, sejam durando semanas ou séculos — podem ser atribuídas às mudanças na radiação solar, aos padrões da circulação oceânica, ao albedo da superfície da Terra ou, em escalas mais longas de tempo, às formas e posições das bacias oceânicas da Terra, continentes e cadeias de montanhas. No topo dessas variações, os processos físicos e biológicos podem estabelecer novos padrões de variação como o resultado de interações imprevisíveis entre os seus componentes. Os ecólogos lutam para compreender tanto a origem da variação climática quanto as suas consequências para os sistemas ecológicos. Seus esforços estão se tornando mais importantes à medida que as atividades humanas crescentemente afetam os ambientes da Terra.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os padrões globais na temperatura e na precipitação são estabelecidos pela radiação solar
- As correntes oceânicas distribuem o calor
- O deslocamento latitudinal do zênite solar causa variação sazonal no clima
- Mudanças induzidas pela temperatura na densidade da água impulsionam ciclos sazonais nos lagos temperados
- O clima e o tempo passam por mudanças irregulares e frequentemente imprevisíveis
- Características topográficas causam variações locais no clima
- O clima e o leito rochoso subjacente interagem para diversificar os solos

O ambiente físico varia amplamente sobre a superfície da Terra. As diferenças de temperatura, luz, substrato, umidade, salinidade, nutriente do solo e outros fatores moldam as distribuições e as adaptações dos organismos. A Terra tem muitas zonas climáticas distintas, cujas extensões são amplamente determinadas pelos padrões da radiação solar e redistribuição do calor e umidade pelos ventos e correntes marinhas. Dentro das zonas climáticas, fatores geológicos como a topografia e a composição da rocha influenciam ainda mais o ambiente numa escala espacial mais fina. Este capítulo explora alguns importantes padrões de variações no ambiente físico que subjazem à diversidade nos componentes biológicos dos ecossistemas.

A superfície da Terra, suas águas e a atmosfera acima dela compõem uma gigantesca máquina de transformação de calor. Os padrões climáticos se originam com diferenças na intensidade da luz do Sol que atinge diferentes partes da superfície da Terra. Devido à sua superfície variar de rocha nua até solo coberto de floresta, oceano aberto e lago congelado, sua capacidade em absorver a luz do Sol varia da mesma forma, criando assim aquecimentos e resfriamentos diferenciais. A energia do calor absorvido pela Terra acaba por ser irradiada de volta para o espaço, após transformações adicionais que executam o trabalho de evaporar a água e determinar a circulação da atmosfera e oceanos. Todos esses fatores criaram uma grande diversidade de condições físicas que por sua vez promovem a diversificação dos ecossistemas.

Os padrões globais na temperatura e na precipitação são estabelecidos pela radiação solar

A despeito de suas muitas variações, o clima — as condições meteorológicas características que prevalecem num determinado lugar — exibe alguns padrões amplamente definidos. O clima da Terra tende a ser frio e seco em direção aos polos e quente e úmido em direção ao equador. Numa escala global, este padrão se origina na maior intensidade da luz do Sol no equador do que nas altas latitudes. O Sol aquece mais a atmosfera, os oceanos e a Terra quando se situa diretamente sobre ela (Fig. 4.1). Um raio de luz se espalha sobre uma grande área quando o Sol se aproxima do horizonte, e também viaja uma trajetória mais longa através da atmosfera, onde muito de sua energia é refletida ou absorvida e reirradiada de volta para o espaço como calor. A posição mais alta do Sol a cada dia (o seu **zênite**) varia desde diretamente acima nos trópicos, até próximo ao horizonte nas regiões polares; assim, o efeito de aquecimento do Sol diminui do equador para os polos.

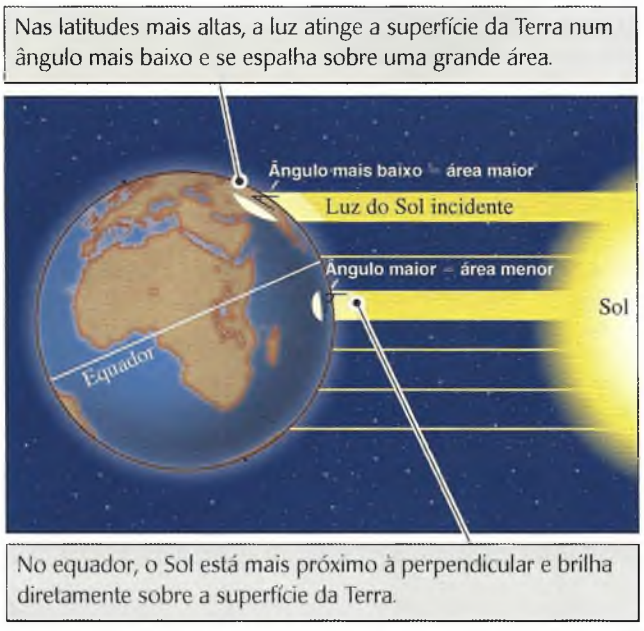


FIG. 4.1 O efeito de aquecimento do Sol é maior no equador. A posição do Sol no meio do dia varia desde diretamente acima, nos trópicos, até próximo do horizonte, nas regiões polares.

Os ventos e as correntes oceânicas, as cadeias de montanha e até as posições dos continentes criam padrões climáticos de escala fina. As mudanças ao longo do tempo seguem os ciclos astronômicos. A rotação da Terra sobre seu eixo causa ciclos diários de luz e escuridão, e de temperatura; a revolução da Lua em torno da Terra cria ciclos lunares de 28 dias na amplitude das marés; e a revolução da Terra em torno do Sol causa a mudança sazonal.

A distribuição da energia solar em relação à latitude

O equador está inclinado de 23½° em relação à trajetória que a Terra segue em sua órbita em torno do Sol. Portanto, o Hemisfério Norte recebe mais energia solar do que o Hemisfério Sul durante o verão setentrional, e menos durante o inverno setentrional (Fig. 4.2). A variação sazonal na temperatura aumenta com a distância do equador, especialmente no Hemisfério Norte, onde há menos área de oceano para moderar as mudanças da temperatura (Fig. 4.3). Nas altas latitudes do Hemisfério Norte, as temperaturas médias mensais variam em torno de 30°C ao longo do ano, e os extremos variam em mais de 50°C anualmen-

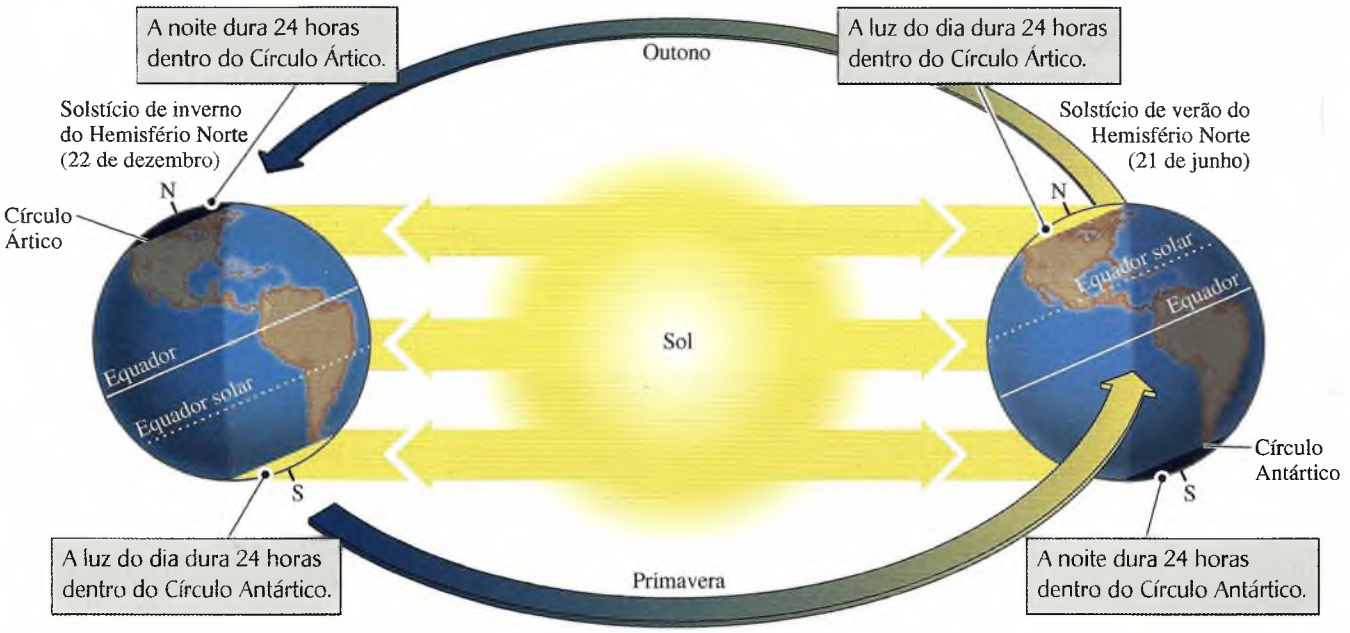


FIG. 4.2 A inclinação do eixo da Terra causa a variação sazonal do clima. Devido à inclinação, a orientação do eixo da Terra em relação ao Sol, e assim a radiação solar em cada latitude, muda à medida que a Terra orbita em torno do Sol. A posição do equador solar também muda com as estações.

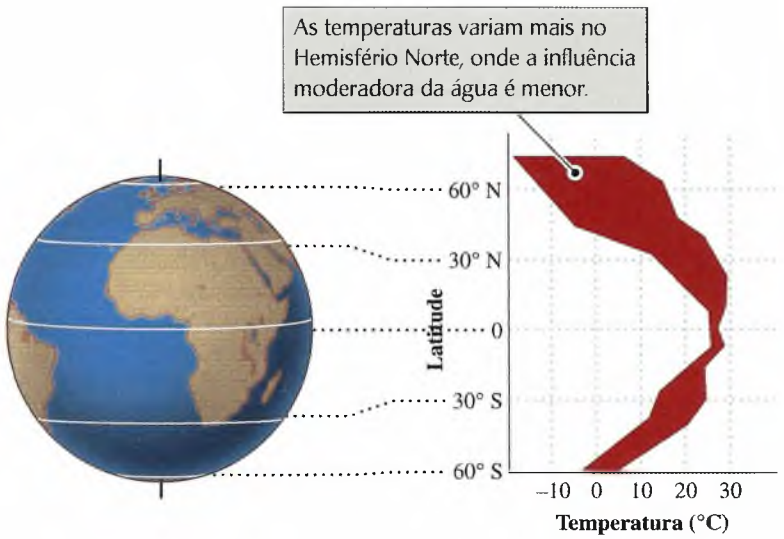


FIG. 4.3 A variação da temperatura anual é maior nas altas latitudes do Hemisfério Norte. As temperaturas médias mensais (área vermelha) variam mais ao longo do ano no Hemisfério Norte porque a influência moderadora da água é menor lá.

te. Por exemplo, a 60° N, a temperatura no mês médio mais frio é de −12°C e no mês médio mais quente, de 16°C, uma diferença de 28°C. As temperaturas médias dos meses mais quentes e mais frios nos trópicos são muito mais altas, e diferem em tão pouco quanto 2°–3°C.

A inclinação do eixo da Terra também resulta numa mudança sazonal no cinturão latitudinal próximo ao equador que recebe a maior quantidade de luz do Sol. Esta área se move para o norte e para o sul sazonalmente com o **equador solar**, que é o paralelo de latitude que está situado diretamente sobre o zênite solar. O equador solar atinge 23½° N em 21 de junho e 23½° S em 21 de dezembro. Essa variação provoca padrões sazonais complexos de precipitação nos trópicos, com nenhum ou no máximo dois picos de precipitação por ano.

O vapor de água na atmosfera

Numa dada temperatura, a água líquida tem uma certa tendência em evaporar, e o vapor de água tem uma certa tendência em se condensar de volta ao estado líquido. A quantidade de vapor de água na atmosfera, quando essas duas tendências estão equilibradas, é denominada de **pressão de equilíbrio de vapor de água**. A pressão de vapor de água é medida como a contribuição do vapor de água para a pressão total da atmosfera, que é aproximadamente de 100 quilopascals (kPa), ou 10^5 Pa, no nível do mar. A pressão de vapor de equilíbrio da água aumenta com a temperatura, como mostrado na Fig. 4.4. Assim, ar quente pode reter mais vapor de água do que ar frio.

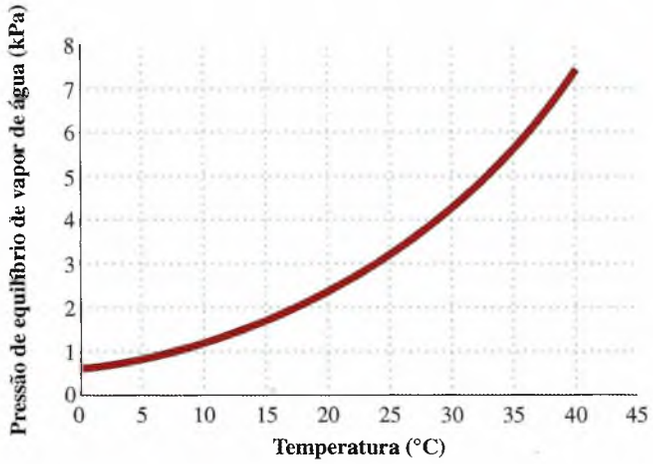


FIG. 4.4 A pressão de equilíbrio de vapor de água aumenta com a temperatura. Dos dados de R. J. List, *Smithsonian Meteorological Tables*, 6th ed., Instituto Smithsoniano, Washington D.C. (1966).

Qualquer massa de ar pode conter menos vapor que a pressão de vapor de equilíbrio, em cujo caso a água continuará a evaporar de superfícies úmidas em contato com o ar. Se a pressão de vapor exceder o valor de equilíbrio — por exemplo, quando a temperatura do ar diminui rapidamente — o vapor de água em excesso (gás) se condensará e deixará a atmosfera como chuva (líquida) ou neve (sólida). Esta relação entre temperatura e pressão de vapor de equilíbrio controla os padrões de evaporação e precipitação e, em combinação com as correntes de ar, estabelece as distribuições de ambientes úmidos e secos.

Circulação de Hadley

Ar quente se expande, torna-se menos denso e tende a subir. À medida que o ar se aquece, sua pressão de equilíbrio de vapor de água também aumenta, e a evaporação acelera, quase dobrando a cada 10°C de aumento na temperatura. Vimos que o efeito de aquecimento do Sol é maior próximo do equador. Assim, o ar perto da superfície da Terra nos trópicos se aquece e começa a subir numa grande corrente de convecção para cima. Quando atinge as camadas superiores da atmosfera, de 10–15 km acima da Terra, ele começa a se mover para norte e sul em direção às latitudes mais altas. Esse ar tropical é substituído por baixo pelo ar da superfície se movendo das latitudes subtropicais, o que forma os ventos alísios.

A massa de ar tropical ascendente, que se resfria à medida que se expande sob uma pressão menor da atmosfera superior, irradia calor para o espaço. Quando esse ar atinge cerca de 30° norte e sul do equador, torna-se denso o bastante para descer de volta para a superfície da Terra e se espalhar em direção norte e sul, completando assim um ciclo dentro da atmosfera (Fig. 4.5). Esse padrão de circulação é chamado de **circulação de Hadley**, e o ciclo fechado de ascensão e descensão do ar nos trópicos é chamado de **célula de Hadley**.

Uma célula de Hadley se forma imediatamente ao norte do equador e uma outra ao sul, como um par de cinturões gigantescos envolvendo a Terra. O ar descendente das células de Hadley tropicais cria células secundárias menos notáveis, chamadas de células de Ferrel, nas regiões temperadas que circulam na direção oposta. A circulação das células de Ferrel nas latitudes temperadas (cerca de 30°–60° norte e sul do equador) faz com que o ar suba até cerca de 60° N e 60° S, o que por sua vez leva à formação das células polares. Toda essa circulação é determinada pelo aquecimento solar diferencial da atmosfera nas diferentes latitudes.

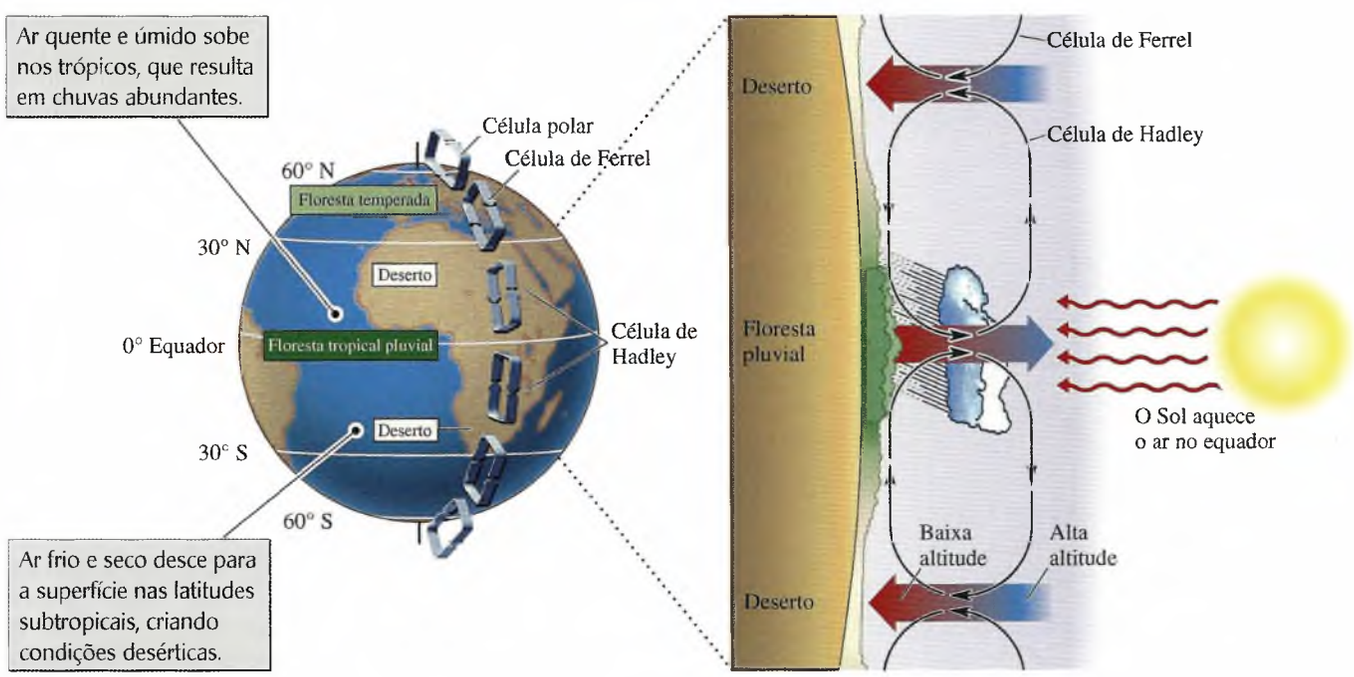


FIG. 4.5 O aquecimento diferencial da superfície da Terra cria a circulação de Hadley. Ar quente e úmido sobe nos trópicos, e ar frio e seco desce para os trópicos vindo das latitudes subtropicais para substituí-lo, formando as células de Hadley. Este padrão de circulação determina as células secundárias de Ferrel e as células polares nas latitudes mais altas.

O efeito Coriolis e as correntes de ar

No Hemisfério Norte, os ventos alísios sopram de nordeste para sudoeste. No início do século 18, George Hadley (de quem a Circulação de Hadley recebeu o nome) aplicou o princípio que conhecemos agora como **efeito Coriolis** para explicar por que eles fazem isso, em vez de fluir direto para o norte e para o sul.

Em geral, os ventos se desviam para a direita em sua direção de viagem no Hemisfério Norte, e para a esquerda no Hemisfério Sul. Como Hadley percebeu, isso é uma consequência direta da rotação da Terra e da conservação de *momentum*. À medida que a Terra gira, um ponto na superfície no equador está viajando de oeste para leste a uma velocidade de 1.670 km/h relativo a um ponto fixo — digamos, diretamente sob o Sol. Esta é também a velocidade da atmosfera na superfície da Terra (felizmente, o solo sob a atmosfera está se movendo à mesma velocidade!). A 30° N, contudo, a circunferência da Terra é menor, e um ponto na superfície está viajando de oeste para leste a somente 1.447 km/h. Assim, o ar que está subindo no equador está viajando mais de 200 km/h mais rápido para leste do que o ar descendente para a superfície a 30° N. Correspondentemente, embora este ar inevitavelmente perca algum de seu *momentum* por atrito e turbulência, ele chega muito mais para leste relativo à superfície da Terra quando se move em direção ao norte.

O oposto acontece na jornada em direção ao sul dos ventos alísios na superfície da Terra. À medida que se movem para o sul, eles caem atrás da rotação da Terra, e portanto tendem a se desviar para oeste (Fig. 4.6). Analogamente, os ventos de superfície se movendo para norte a cerca de 30° N nas células de Ferrel desviam-se para leste, tornando-se ventos de oeste. Assim, o tempo nas latitudes temperadas tende a se mover de oeste para leste.

À medida que a massa de ar tropical quente, movendo-se para longe do equador na atmosfera superior, converge com o ar mais frio movendo-se para o equador de altas latitudes, tende a formar uma corrente de ar oeste–leste de movimento rápido, a **corrente de jato**, subtropical, cerca de 10 km acima da superfície da Terra. Embora a formação da corrente de jato não seja completamente compreendida, ela está associada com o encontro em altas altitudes das células de Hadley e Ferrel. Uma corrente de jato semelhante e mais poderosa se forma onde as células Ferrel e polares se encontram, à medida que o ar da superfície com *momentum* oeste–leste obtido nas latitudes mais baixas (os ventos de oeste, *westerlies*) sobe para a atmosfera superior. As correntes de jato que se formam nessas latitudes mais altas deslocam-se em média a 55 km/h no verão e 120 km/h no inverno, com velocidades máximas registradas de 400 km/h. Estas correntes de ar rápidas, que se formam e se dissipam, podem viajar para norte ou para sul e têm uma influência enorme e um tanto quanto imprevisível no tempo.

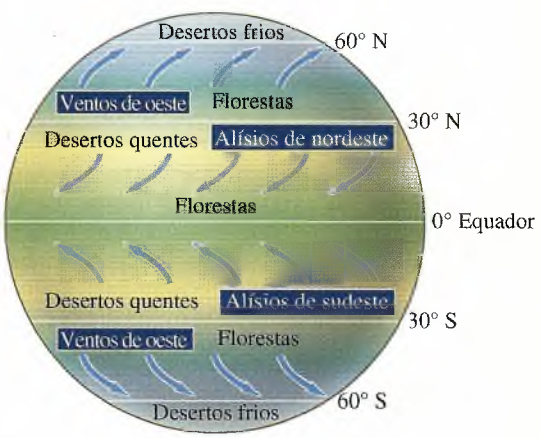


FIG. 4.6 O efeito Coriolis faz as correntes de ar se desviarem para a direita no Hemisfério Norte e para a esquerda no Hemisfério Sul. Isso cria os padrões prevalecentes de ventos de superfície conhecidos como os ventos alísios e os ventos de oeste.

A Convergência Intertropical e o cinturão subtropical de alta pressão

A região onde as correntes de superfície de ar dos subtrópicos do norte e do sul se encontram próximo ao equador, e começam a subir sob a influência do aquecimento do Sol, é definida como a **Convergência Intertropical**. À medida que o ar tropical carregado de umidade sobe e começa a se esfriar, a umidade se condensa para formar nuvens e precipitação. Assim, os trópicos são úmidos não porque há mais água nas latitudes tropicais do que em outra parte, mas porque a água cicla mais rapidamente através da atmosfera tropical. O efeito de aquecimento do Sol faz com que a água se evapore e aqueça as massas de ar para subir; o resfriamento do ar à medida que sobe e se expande causa precipitação, porque ar mais frio tem uma pressão de vapor de água de equilíbrio menor.

As massas de ar movendo-se alto na atmosfera para o norte e para o sul, para longe da Convergência Intertropical, já perderam muito de sua água para a precipitação dos trópicos. Devido a esse ar ter se resfriado, torna-se mais denso e começa a afundar. Essa massa descendente de ar pesado cria uma alta pressão atmosférica, e assim as regiões no norte e no sul do equador são conhecidas como **cinturões de alta pressão subtropical**. À medida que o ar afunda e começa a se aquecer novamente nas latitudes subtropicais, sua pressão de vapor de água de equilíbrio aumenta. Descendo para o nível do solo e se espraiando para o norte e para o sul, o ar captura umidade, criando zonas de clima árido centradas em aproximadamente 30° norte e sul do equador (Fig. 4.7). Os grandes desertos do mundo — o Arábico, o Saara, o Kalahari e o Namib, da África; o Atacama, da América do Sul; o Mojave, o de Sonora e o Chihuahuan, da América do Norte; e o Australiano — todos se encontram dentro dos cinturões de alta pressão subtropicais.

As correntes oceânicas distribuem o calor

As condições físicas nos oceanos, como as da atmosfera, são complexas. A variação das condições marinhas é causada parcialmente pelos ventos, que impulsionam as grandes correntes de superfície do oceano, e parcialmente pela topografia das bacias oceânicas. Além disso, correntes de águas profundas se estabelecem por diferenças na densidade da água do oceano causadas pelas variações na temperatura e salinidade. Nas grandes bacias oceânicas, a água superficial fria circula em direção aos trópicos ao longo da costa ocidental dos continentes, e as águas quentes de superfície circulam em direção aos polos ao longo da costa oriental dos continentes (Fig. 4.8). A direção da circulação oceânica é uma outra manifestação do efeito de Coriolis: as correntes oceânicas tendem a se desviar para a direita (sentido horário) no Hemisfério Norte e para a esquerda (anti-horário) no Hemisfério Sul.

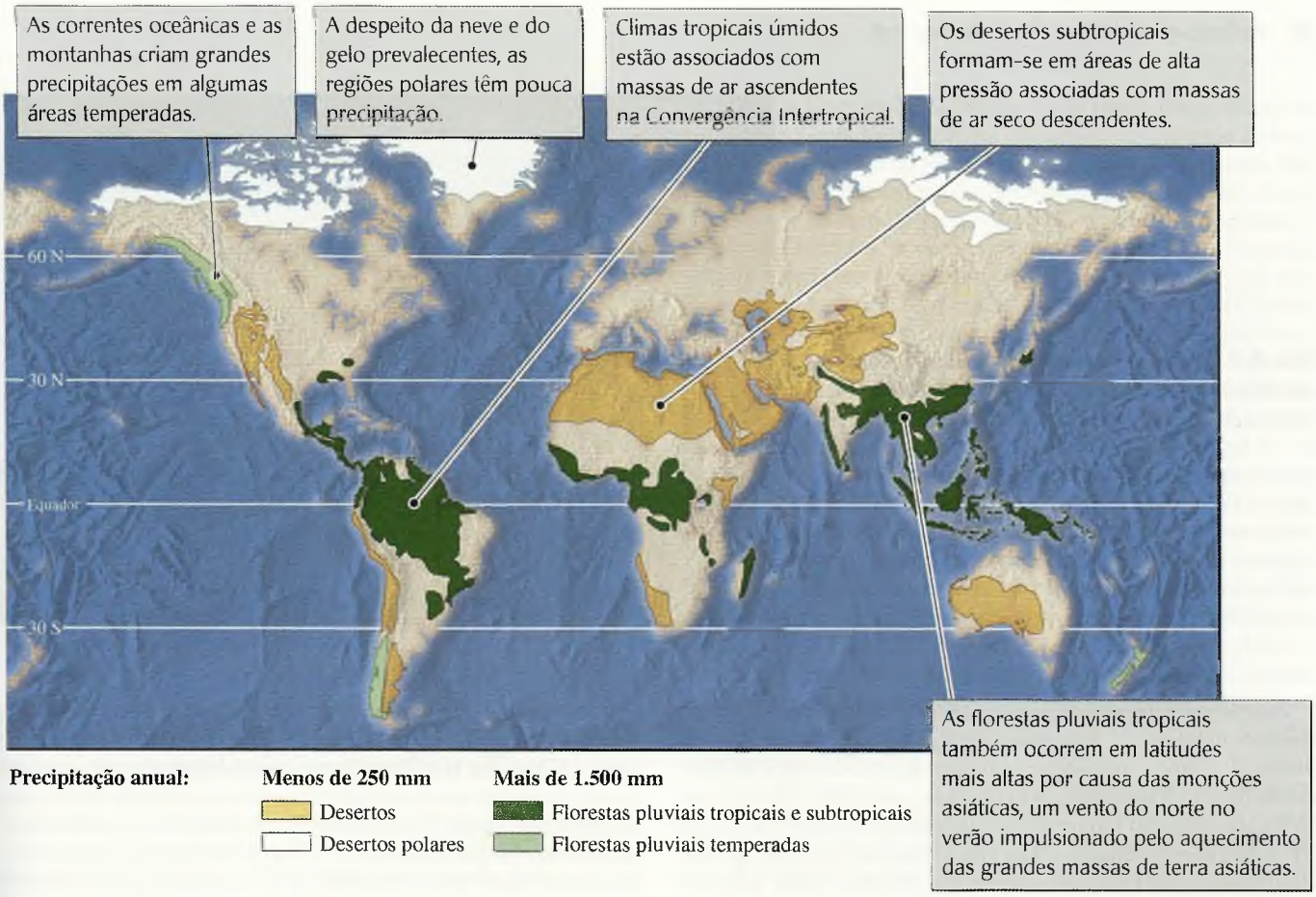


FIG. 4.7 A distribuição dos grandes desertos e das áreas úmidas da Terra é estabelecida pela circulação de Hadley.

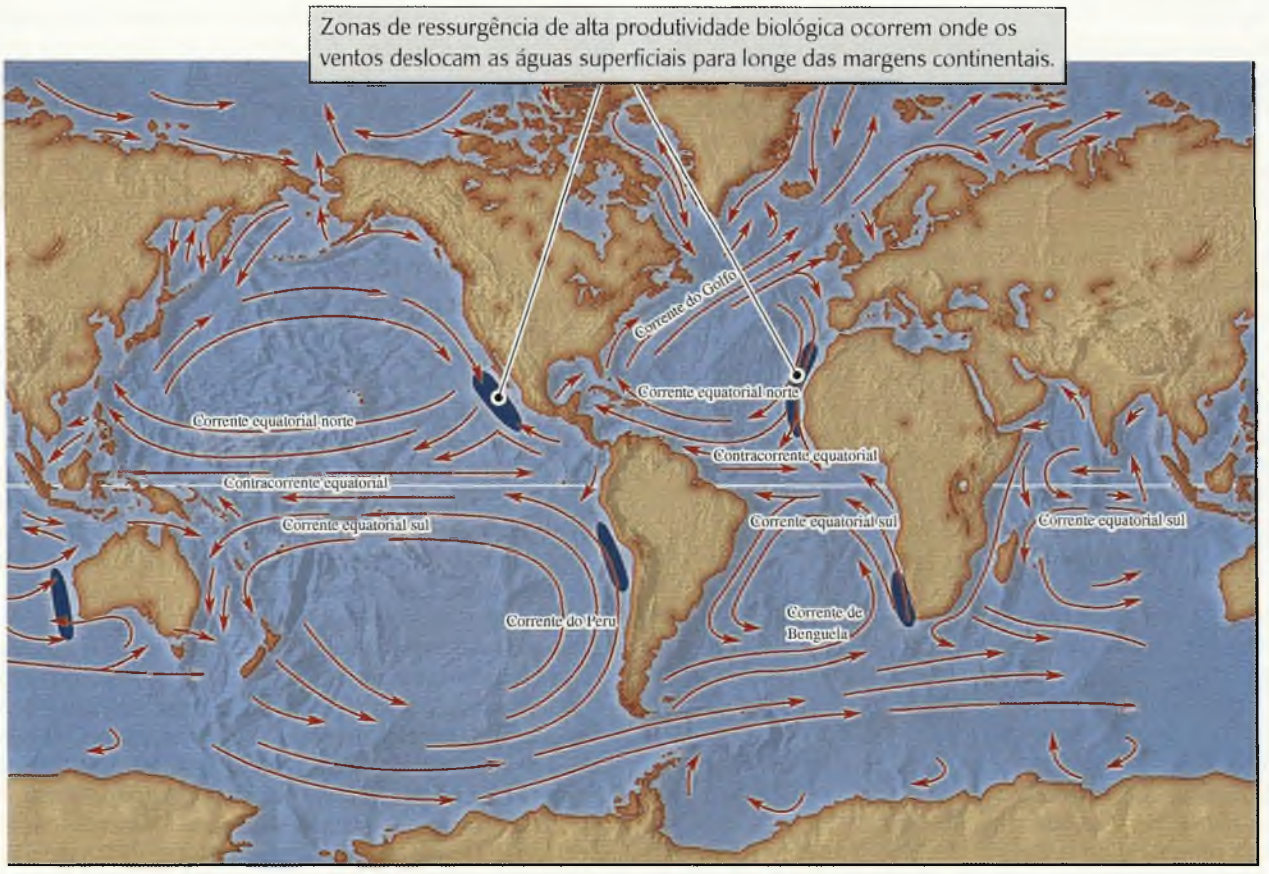


FIG. 4.8 As grandes correntes de superfície oceânicas são criadas pelos ventos e pela rotação da Terra. Segundo A. C. Duxbury, *The Earth and Its Oceans*, Addison-Wesley, Reading, Mass. (1971).

FIG. 4.9 Correntes de ressurgência frequentemente sustentam uma alta produtividade biológica. A corrente de Benguela para fora da costa oeste da África do Sul tem uma zona de ressurgência e sustenta um importante pesqueiro. Os atobás-do-cabo nesta densa colônia de nidificação se alimentam dos pequenos peixes nas águas adjacentes frias e ricas de nutrientes. O guano acumulado é ocasionalmente raspado das rochas fora da estação de acasalamento e usado como fertilizante. Fotografia de R. E. Ricklefs.

As correntes de superfície têm efeitos profundos no clima das massas continentais. Por exemplo, a corrente fria do Peru do Oceano Pacífico leste, que se move em direção ao norte do Oceano do Sul, ao longo das costas do Chile e do Peru, cria ambientes frios e secos ao longo da costa ocidental da América do Sul por toda a área do equador. Em consequência, as costas do norte do Chile e do Peru têm alguns dos desertos mais secos da Terra. Inversamente, a corrente do Golfo, quente, que emana do Golfo do México, proporciona um clima ameno até bem longe ao norte, para dentro da Europa Ocidental e Ilhas Britânicas (veja a Fig. 1.3).

Qualquer movimento para cima na água do oceano é denominado **ressurgência**. A ressurgência ocorre sempre que águas superficiais divergem, como no Oceano Pacífico ocidental tropical. À medida que as correntes de superfície se dividem, tendem a arrastar água para cima, vindas das camadas mais profundas. Zonas de ressurgência forte são também estabelecidas na costa ocidental dos continentes, quando as correntes de superfície se movem em direção ao equador, e então se desviam das margens continentais. À medida que a água de superfície se move para longe dos continentes, é substituída por água que sobe de áreas mais profundas. Como a água profunda tende a ser rica em nutrientes, as zonas de ressurgência são frequentemente regiões de alta produtibilidade biológica. As mais famosas destas sustentam os ricos pesqueiros da Corrente de Benguela, ao longo da costa oeste da África do Sul (Fig. 4.9), e da Corrente do Peru, ao longo da costa ocidental da América do Sul.

Circulação termoalina

As correntes de superfície e de profundidade são também determinadas pelas mudanças na densidade da água causadas pelas variações de temperatura e salinidade. Essa **circulação termoalina** é responsável pelo movimento global de grandes massas de água entre as grandes bacias oceânicas. Como as correntes de superfície geradas pelo vento, como a Corrente do Golfo, se movem em direção às latitudes mais altas, a água se esfria e torna-se mais densa. Bem ao norte, em direção à Islândia e à Groenlândia, a superfície do oceano se resfria no inverno. Como os sais são excluídos do gelo quando este se forma no mar, a concentração de sal das águas subjacentes aumenta. Esta água fria se torna ainda mais densa e começa a afundar, formando uma corrente conhecida chamada de a Água Profunda do Atlântico Norte (APAN, ou NADW). Correntes analogamente descendentes são formadas em torno das margens da Antártida no Oceano do Sul. Essas águas densas então fluem através das profundezas abissais das bacias oceânicas de volta para as regiões equatoriais, depois emergem como correntes de ressurgência em cantos distantes do globo. De acordo com uma estimativa, parte da APAN faz seu caminho até o Pacífico Norte, através da África do Sul e do Oceano Índico, após uma jornada de mais de um milênio.

A circulação termoalina causa uma extensiva mistura dos oceanos e, mais importante, distribui energia térmica dos trópicos para as latitudes mais altas. O movimento em direção ao sul da APAN rumo aos trópicos é também crucial para o movimento em direção ao norte da Corrente do Golfo na superfície. É por isso que os oceanógrafos às vezes se referem ao padrão de circulação termoalina global como o Cinturão de Transporte do Oceano.

O desligamento da circulação termoalina e o *Dryas* Recente

Uma das preocupações dos cientistas que estudam a mudança do clima e seu atual aquecimento, em particular, é que a aceleração do derretimento da placa de gelo da Groenlândia e do gelo do mar do Oceano Ártico inundará o Atlântico Norte com águas superficiais de baixa salinidade e impedirá a formação da Água Profunda do Atlântico Norte. O desaparecimento desta corrente eficientemente desligará a Corrente do Golfo como um cinturão de transporte de calor vindo dos trópicos. O efeito no clima da Europa seria devastador.

Há algumas evidências de que tal evento aconteceu no fim do último período glacial, há cerca de 12.700 anos. À medida que as temperaturas subiram, e as geleiras cobrindo grande parte do norte da Europa e da América do Norte começaram a se derreter, vastas quantidades de água doce fluíram para o mar, e provavelmente desligaram a circulação termoalina do Atlântico Norte. A ruptura resultante da Corrente do Golfo precipitou o período de tempo frio na região — o Período de *Dryas* Recente — durando 1.300 anos, mesmo quando o clima global da Terra já estava deixando o período glacial para trás. Devido à forma como o período frio do *Dryas* Recente coincidiu no tempo com a origem

da agricultura, no que hoje é o Oriente Médio, alguns autores especulam que o desenvolvimento da agricultura foi uma consequência inevitável desta mudança climática. Os climas mais frios teriam tornado a caça tão improdutiva para o crescimento da população humana naquela época, que ela se voltou para a agricultura e a criação de animais, e portanto o estabelecimento de colônias permanentes.

A despeito das forças que moldaram o desenvolvimento inicial da civilização humana, está claro que o clima está sujeito a variações em muitas escalas de tempo. Os padrões climáticos globais podem lentamente mudar ao longo de períodos muito mais longos do que até mesmo aqueles dos períodos glaciais. Por dezenas de milhões de anos, por exemplo, eles foram influenciados pela deriva continental, que abre ou fecha conexões entre bacias oceânicas e altera o fluxo das correntes oceânicas, mudando a distribuição de calor sobre a superfície da Terra. No outro extremo, em escalas de tempo muito mais curtas, experimentadas por indivíduos durante o seu tempo de vida, o clima é influenciado por fatores mais previsíveis, particularmente ao longo do curso das estações a cada ano.

O deslocamento latitudinal do zênite solar causa variação sazonal no clima

Nos trópicos, o movimento sazonal para norte e sul do equador solar determina quando a estação chuvosa começa. A Convergência Intertropical segue o equador solar, produzindo um cinturão móvel de precipitação. Portanto, as estações secas e úmidas são mais pronunciadas nos grandes cinturões latitudinais que jazem a cerca de 20° norte e sul do equador.

Mérida, localizada na Península Mexicana de Yucatán, fica a cerca de 20° ao norte do equador. A Convergência Intertropical atinge Mérida somente durante o verão do Hemisfério Norte, que é a estação chuvosa para aquela região (Fig. 4.10). Durante o inverno, a Convergência Intertropical passa longe do sul de Mérida, e o clima local entra na influência do Cinturão Subtropical de Alta Pressão (CSAP). O Rio de Janeiro, na mesma latitude de Mérida, mas ao sul do equador, tem sua estação chuvosa durante o inverno do Hemisfério Norte, aproximadamente 6 meses após Mérida. Próximo ao equador, em Bogotá, Colômbia, a Convergência Intertropical passa por cima duas vezes por ano, no período dos equinócios, resultando em duas estações chuvosas, com pico de precipitação em abril e outubro. Assim, à medida que as estações mudam, as regiões tropicais alternadamente ficam sob a influência da Convergência Intertropical, o que traz chuvas pesadas, e dos cinturões subtropicais de alta pressão, que trazem céus claros.

Mais para o norte, fora dos trópicos, o clima cai sob a influência dos ventos de oeste que sopram nas latitudes médias. Aqui, as temperaturas, assim como a chuva, variam entre o inverno e o verão. A diferença do clima entre as regiões tropicais e subtropicais pode ser ilustrada pelos gráficos de precipitação e temperatura de três locais no norte do México e a sudoeste dos Estados Unidos (Fig. 4.11). A 25° N, no Deserto Chihuahuan no México Central, a precipitação chega somente durante o verão, quando a Convergência Intertropical atinge seu limite norte. Durante o resto do ano, esta região cai dentro do CSAP. A chuva de verão se estende ao norte até o Deserto de Sonora no sul do Arizona e do Novo México, a 32° N. Esta área também recebe umidade, durante o inverno, do Oceano Pacífico, carregada pelos ventos de sudoeste que se originam do CSAP bem ao sul. Assim, o deserto de Sonora experimenta tanto um pico de chuva no inverno quanto no verão. O sul da Califórnia, na mesma latitude, fica a oeste do cinturão de chuva do verão e tem um clima de verão seco e inverno chuvoso, frequentemente denominado de **clima mediterrâneo**. Nomeado segundo a região mediterrânea da Europa, que tem o mesmo padrão sazonal de temperatura e chuva, os climas mediterrâneos são também encontrados na África do Sul Ocidental, no Chile e na Austrália Ocidental — todas as re-

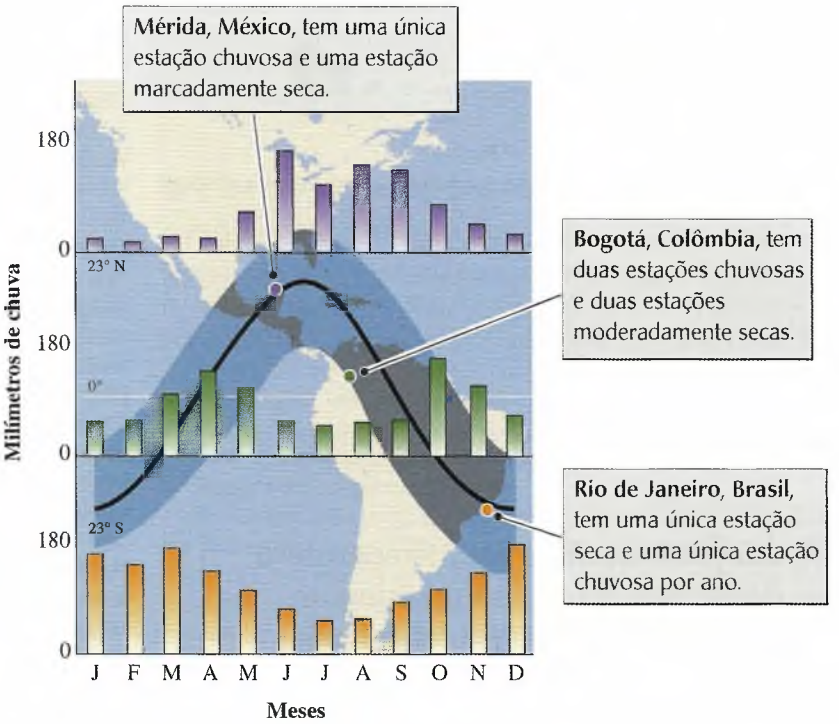


FIG. 4.10 O movimento da Convergência Intertropical afeta os padrões de precipitação. O movimento sazonal latitudinal do equador solar (veja Fig. 4.2) resulta em duas estações de pesada precipitação no equador e uma única estação chuvosa alternada com uma pronunciada estação seca nos limites dos trópicos.

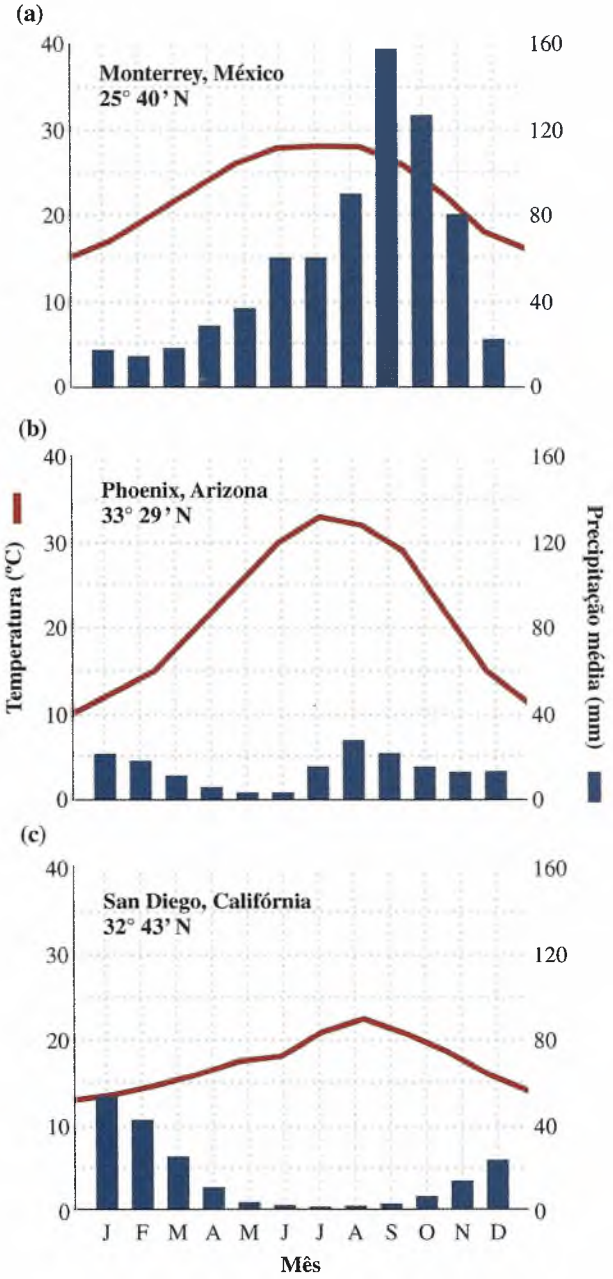


FIG. 4.11 Os padrões climáticos sazonais diferem entre as localidades subtropicais. (a) O deserto de Chihuahuan no México central tem uma estação chuvosa no verão. (b) O deserto de Sonora tem um padrão climático combinado, com chuvas no verão e no inverno. (c) San Diego, na costa do Pacífico, e o deserto de Mojave têm um padrão climático (Mediterrâneo) de inverno chuvoso e verão seco.

giões situando-se ao longo dos lados ocidentais dos continentes a cerca da mesma latitude norte ou sul do equador.

Mudanças induzidas pela temperatura na densidade da água impulsionam ciclos sazonais nos lagos temperados

Como vimos, a água ganha e perde calor lentamente. Esta propriedade tende a reduzir as flutuações de temperatura em grandes corpos de água, como nos oceanos e grandes lagos, assim como nos ambientes terrestres situados próximo a ele. Por outro lado, pequenos lagos médio-continentais na zona temperada respondem rapidamente às mudanças das estações (Fig. 4.12). Neles, as mudanças da temperatura provocam mudanças na densidade da água, o que determina o padrão de mistura da água do lago.

Onde os invernos são frios e os verões quentes, o lago passa por dois períodos de mistura vertical e dois períodos quando a coluna de água é estratificada, com pouca mudança vertical. Durante o inverno, esse lago apresenta um **perfil de temperatura** invertido; isto é, água mais fria (0°C) situa-se na superfície, exatamente abaixo do gelo. Como a densidade da água aumenta entre o ponto de congelamento e 4°C, a água mais quente neste intervalo afunda, e a temperatura aumenta cerca de 4°C em direção ao fundo do lago.

No início da primavera, o sol aquece a superfície do lago gradualmente. Mas até que a temperatura da superfície exceda 4°C, a água superficial, aquecida pelo sol, tende a afundar para dentro das camadas mais frias imediatamente abaixo. Esta mistura vertical distribui calor através da coluna de água da superfície para o fundo, resultando num perfil de temperatura uniforme. Ao mesmo tempo, os ventos criam correntes de superfície que podem fazer as águas do fundo subirem, num modo semelhante ao das correntes de ressurgência nos oceanos. Esta **troca da primavera** traz nutrientes dos sedimentos do fundo para a superfície e oxigênio da superfície para as profundezas.

No fim da primavera e início do verão, à medida que o Sol sobe mais alto a cada dia e o ar acima do lago se aquece, as camadas superficiais de água aquecem-se mais rápido do que as mais profundas, criando uma zona de mudança abrupta de temperatura na profundidade intermediária chamada de **termoclina**. Uma vez que a termoclina se estabeleceu, a água não se move através dela, porque a água superficial menos densa literalmente flutua sobre a água mais fria e densa abaixo. Essa condição é conhecida como **estratificação**. A profundidade da termoclina varia com os ventos locais e com a profundidade e turbidez do lago. Ela pode ser encontrada em qualquer nível entre 5 e 20 m abaixo da superfície; lagos com menos de 5 m de profundidade normalmente não apresentam estratificação.

A camada superior de água quente acima da termoclina é chamada de **epilímnio**, e a camada mais profunda de água fria abaixo, de **hipolímnio**. A maior parte da produção do lago ocorre no epilímnio, onde a luz do Sol é mais intensa. O oxigênio produzido pela fotossíntese suplementa o oxigênio que entra no lago pela sua superfície, mantendo o epilímnio bem aerado, e assim adequado para a vida animal. Contudo, as plantas e algas frequentemente deplecionam o suplemento de nutrientes minerais dissolvidos no epilímnio. Ao fazer isso, elas reduzem sua própria produção. A termoclina isola o hipolímnio da superfície do lago, e assim animais e bactérias que permanecem abaixo da termoclina, onde há pouca ou nenhuma fotossíntese, podem deplecionar o oxigênio da água, criando condições anaeróbicas. O oxigênio encontra-se especialmente em baixa quantidade na parte profunda de lagos produtivos que geram abundante matéria orgânica no epilímnio. As bactérias no fundo do lago consomem qualquer oxigênio disponível ao decompor a matéria orgânica que vem da superfície. Durante o fim do verão, a produtividade dos lagos temperados pode se tornar severamente deplecionada. à medida que os nutrientes necessários para sustentar o crescimento das plantas são deplecionados na superfície e o oxigênio necessário para a vida animal é deplecionado no fundo.

Durante o outono, as camadas superficiais do lago se esfriam mais rapidamente que as profundas, tornando-se mais densas do

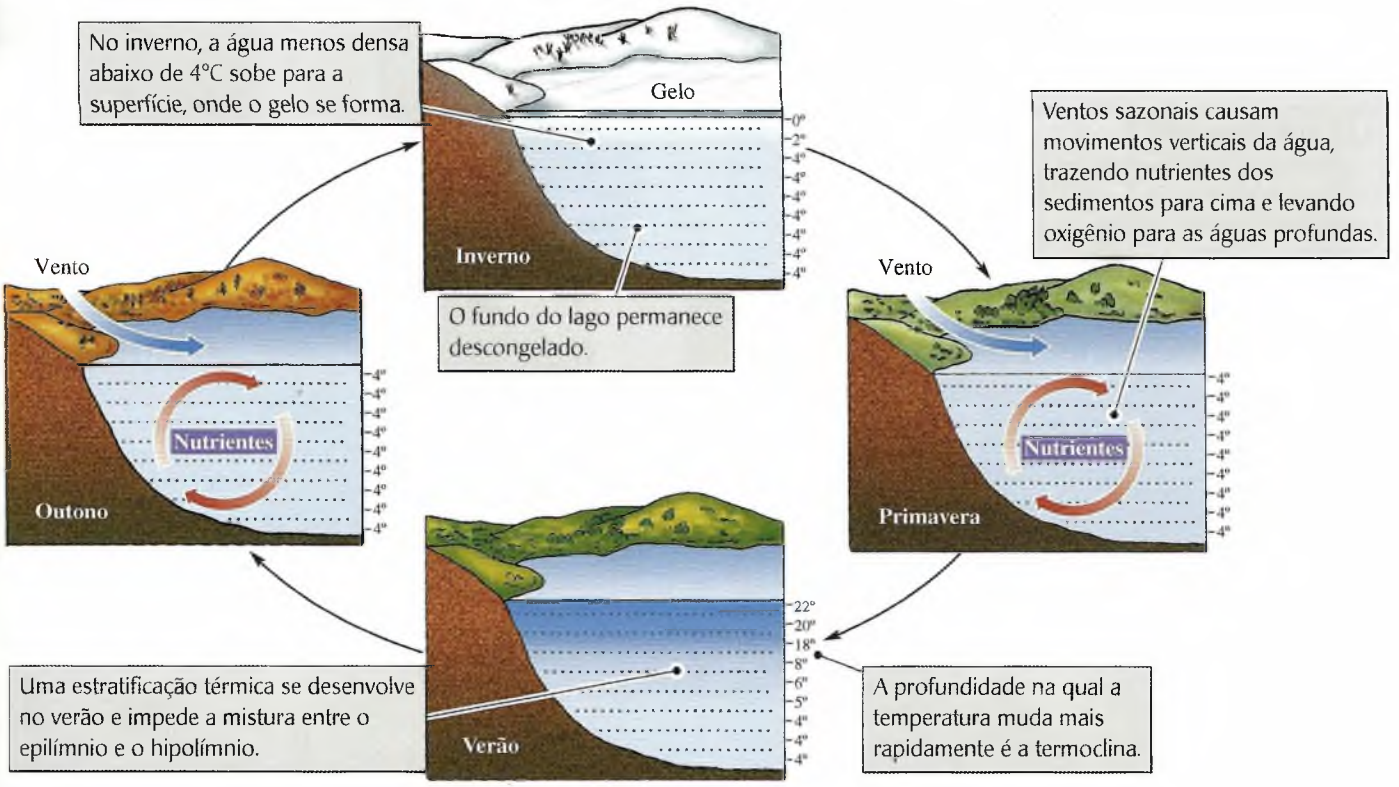


FIG. 4.12 As mudanças sazonais no perfil de temperatura de um lago temperado influenciam a mistura vertical das camadas de água. A mistura vertical é intensificada pelas correntes geradas pelos ventos quando a temperatura da água é uniforme da superfície até o fundo do lago.

que a água subjacente, e começam a afundar. Esta mistura vertical, chamada de **troca de outono**, persiste até o fim do outono, até que a temperatura da superfície do lago caia abaixo de 4°C e a estratificação de inverno se estabeleça. A troca de outono acelera o movimento de oxigênio para as águas profundas e de nutrientes para a superfície. Nos lagos onde o hipolímnio se torna quente no meio do verão, uma mistura vertical profunda pode ocorrer no fim do verão, quando a temperatura permanece favorável para o crescimento das plantas. A infusão de nutrientes resultante nas águas superficiais pode causar uma explosão na população de fitoplâncton — o ***bloom* de outono.** Em lagos frios e profundos, a mistura vertical não atinge todas as profundidades até o fim do outono ou início do inverno, quando as temperaturas da água estão muito frias para sustentar crescimento do fitoplâncton.

A sazonalidade da mistura vertical é muito menos dramática nos lagos não expostos a climas continentais. Nos lagos tropicais e subtropicais (e aqueles nos climas temperados mais próximos aos oceanos), as temperaturas da água não caem abaixo de 4°C. Estes lagos não se estratificam na estação fria, e muitos têm somente um evento de mistura por ano, que se segue à estratificação do verão.

Em alguns lagos tropicais, um perfil de temperatura uniforme torna possível aos ventos de superfície promover a mistura vertical profunda. Por exemplo, as bacias do Lago Tanganyika, um grande lago tropical no leste da África, têm mais de 1.000 m de profundidade, embora a temperatura da água nessas bacias varie em menos do que 1°C de uma profundidade de 100 m até próximo ao fundo. Em ambas as profundidades, a temperatura é cerca de 23°C. A mistura vertical profunda em tais lagos leva água rica em oxigênio para as profundezas e traz nutrientes minerais para a superfície, sustentando uma alta produtividade global. Nas zonas temperadas, os lagos profundos são muitas vezes permanentemente estratificados, e podem ser muito improdutivos. Uma preocupação nas regiões tropicais é que o aquecimento climático aumentará a temperatura das águas superficiais dos lagos e criará uma termoclina em pequenas profundidades, bloqueando a mistura vertical e reduzindo a produção do lago. Já há evidência de que isso está ocorrendo no Lago Tanganyika.

O clima e o tempo passam por mudanças irregulares e frequentemente imprevisíveis

Todo mundo sabe que o tempo é difícil de prever com muita antecedência. Frequentemente notamos que um certo ano foi particularmente seco ou frio comparado com outros. Os furacões recentes e intensos ao longo da costa do Golfo, nos Estados Unidos, causaram inundações na Europa e sul da Ásia, e seca na África — tudo isso demonstrando os caprichos da natureza. Tais extremos ocorrem infrequentemente, mas afetam os sistemas ecológicos desproporcionalmente.

A rica indústria pesqueira peruana prospera com os abundantes peixes das águas frias e ricas em nutrientes da Corrente do Peru. A Corrente do Peru flui para o norte, ao longo da costa ocidental da América do Sul, e por fim se desvia para fora da costa no Equador,[1] em direção oeste para o Arquipélago de Ga-

[1]N.T.: Refere-se ao país.

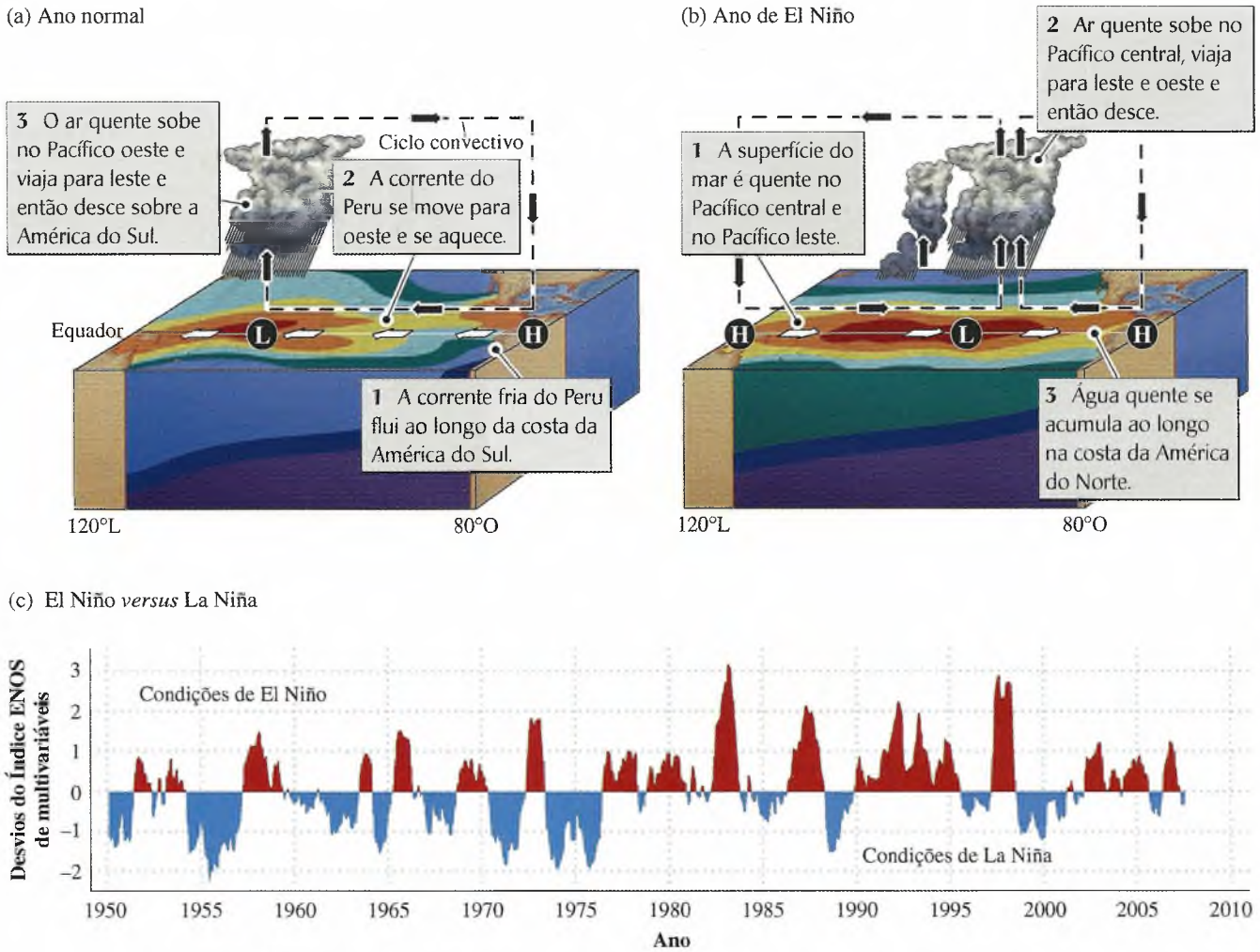
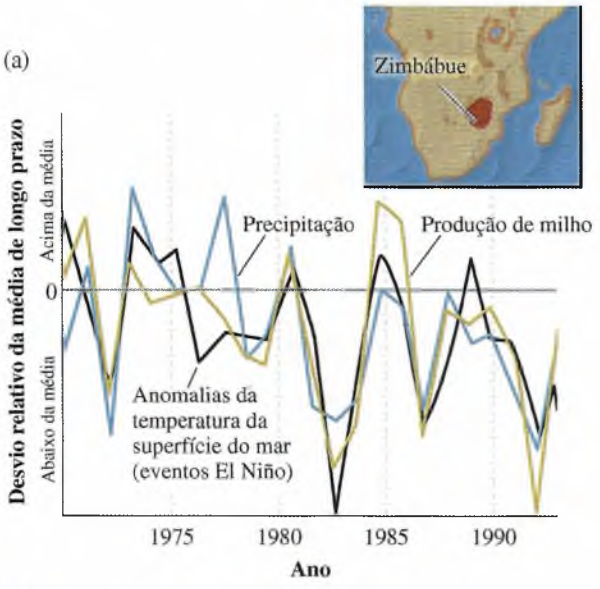


FIG. 4.13 Os eventos El Niño–Oscilação Sul (ENOS) resultam em dramáticas mudanças climáticas. (a) As temperaturas da superfície do mar, a termoclina oceânica e os padrões de vento durante as condições normais no Pacífico, quando as águas superficiais mornas são empurradas para leste. (b) Condições durante um evento ENOS, quando os ventos alísios enfraquecem e as águas mornas se aproximam da costa da América do Sul. (c) Os eventos ENOS são marcados por grandes anomalias positivas no índice ENOS de multivariáveis, que é calculado a partir de uma combinação de pressão atmosférica ao nível do mar, velocidade do vento, superfície do mar e temperaturas da superfície do mar, e fração de cobertura de nuvens do céu medida em várias localidades do Pacífico. (a, b) Cortesia do NOAA/Pacific Marine Environmental Laboratory/Tropical Atmosphere Ocean (TAO) project; (c) cortesia de NOAA/ESRL/Physical Science Division (http://www.cdc.noaa.gov/ENSO/enso.mei_index.html).

lápagos. Ao norte deste ponto, as águas tropicais costeiras prevalecem ao longo da costa. A cada ano, uma contracorrente quente conhecida como **El Niño** ("o menino", em espanhol, nome relacionado com o menino Jesus devido a ocorrer por volta do Natal) se move para baixo na costa em direção ao Peru. Em alguns anos, ela flui com força e longe o bastante para o sul, forçando a Corrente do Peru para longe da costa e destruindo a indústria pesqueira local.

Durante os anos "normais" entre eventos El Niño, as águas frias da Corrente do Peru se aquecem à medida que se movem para oeste ao longo do Oceano Pacífico equatorial. A temperatura na superfície do mar assim aumenta de leste para oeste. Esta diferença de temperatura cria um vento de superfície constante soprando ao longo do Oceano Pacífico equatorial central na mesma direção, de uma área de alta pressão atmosférica e ar descendente no leste, para uma área com uma temperatura de superfície de água mais quente e menor pressão atmosférica e ar ascendente centrado no oeste (Fig. 4.13a). A diferença da pressão atmosférica ao longo deste gradiente tem tradicionalmente sido medida entre o Tahiti e Darwin, Austrália. Tipicamente, as condições são mais frias e mais secas no Pacífico equatorial leste, mais próximo à costa da América do Sul, e mais quentes e úmidas no oeste.

Todo evento El Niño parece ser disparado por uma reversão dessas áreas de pressão (a assim chamada **Oscilação Sul**) e os ventos que sopram entre elas. Em consequência, as correntes equatoriais para oeste são interrompidas ou até mesmo revertem, a ressurgência para fora da costa da América do Sul se enfraquece ou cessa, e água quente — a corrente do El Niño — se acumula ao longo da costa da América do Sul (Fig. 4.13b). Os registros históricos da pressão atmosférica no Tahiti e Darwin e as temperaturas da superfície do mar na costa peruana revelam pronunciados eventos El Niño–Oscilação Sul (ENOS) e intervalos irregulares de 2 a 10 anos (Fig. 4.13c).



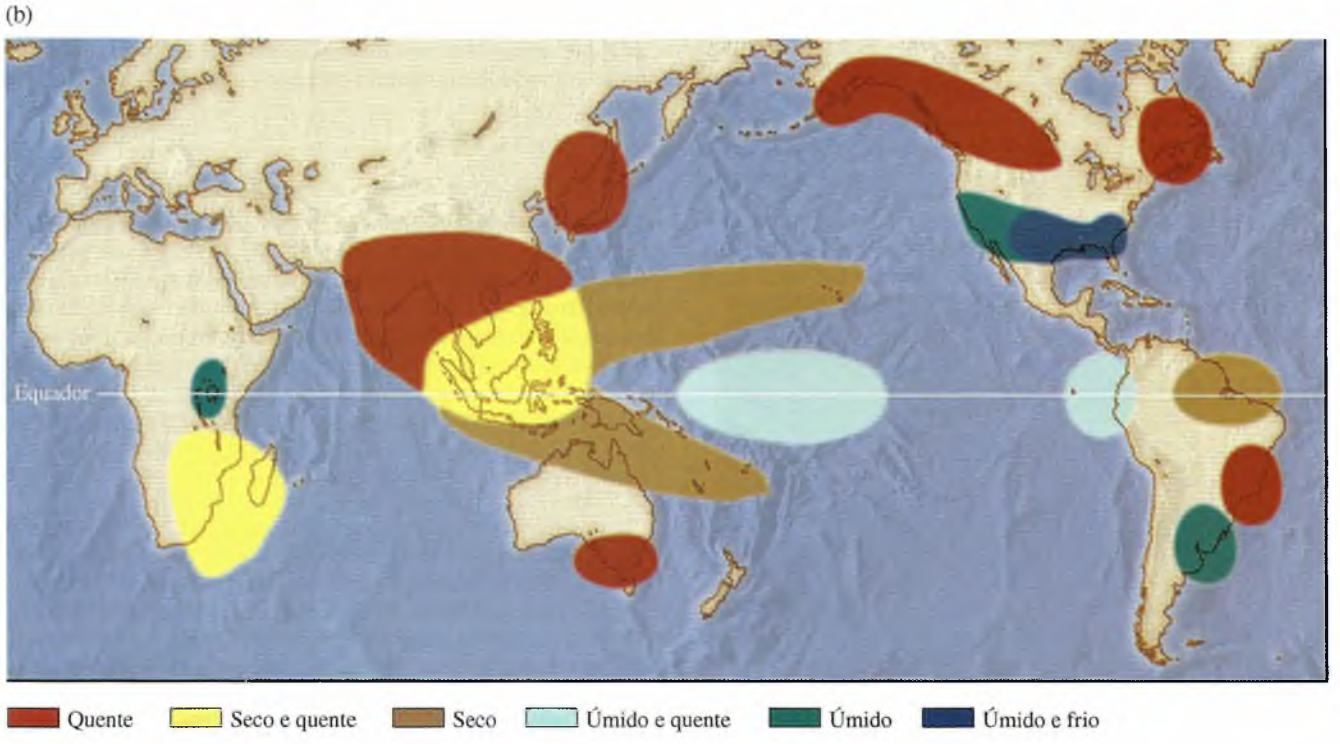


FIG. 4.14 Os eventos ENOS têm efeitos de longo alcance. (a) Desvios nas médias de longo prazo da precipitação e produção de milho em Zimbábue estão correlacionados com as temperaturas da superfície do mar no Oceano Pacífico equatorial leste. Neste gráfico, as condições de El Niño estão indicadas pelos valores abaixo da média. (b) As áreas afetadas pelos eventos ENOS de dezembro até fevereiro num ano típico ENOS. Zimbábue está localizado numa área amarela no sul da África. (a) De M. A. Cane, G. Eshel e R. W. Buckland, *Nature* 370:204–205 (1994); (b) de NOAA Climate Prediction Center.

Os efeitos climáticos e oceanográficos do ENOS se estendem para muitas outras partes do mundo, afetando ecossistemas em áreas tão distantes quanto a Índia, a África do Sul, o Brasil e o oeste do Canadá. O forte ENOS de 1982–1983 acabou com os pesqueiros e destruiu os leitos de algas *kelp* da Califórnia, causou uma ruptura reprodutiva das aves marinhas no Oceano Pacífico central e matou amplas áreas de recifes de coral do Panamá. A precipitação também foi dramaticamente afetada em muitos ecossistemas terrestres. Os desertos do norte do Chile, normalmente o lugar mais seco da Terra, receberam seu primeiro registro de chuva em mais de um século.

O evento ENOS de 1982–1983 atraiu a atenção do mundo para os extensos efeitos das mudanças oceanográficas e atmosféricas em muitas partes do mundo. Por exemplo, dados de Zimbábue para o período de 1970–1993 mostram uma variação notável na produção de milho. Como seria de esperar, essas variações estavam correlacionadas com as variações na precipitação, porém, mais surpreendente ainda, estavam também correlacionadas com as temperaturas da superfície do mar no Oceano Pacífico tropical oriental (Fig. 4.14). Pode-se ver os efeitos extensivos dos eventos El Niño de 1982–1983 e de 1991–1992 nestes dados.

Os eventos de El Niño também têm consequências previsíveis para o clima da América do Norte. As águas tropicais quentes que dominam o Oceano Pacífico leste durante os eventos El Niño criam uma forte circulação das células de Hadley, resultando numa corrente de jato subtropical persistente que traz tempestades frias e úmidas para o sul dos Estados Unidos e o norte do

México. A corrente de jato polar se enfraquece e se aquece, e condições secas se estabelecem nos estados do norte e no sul do Canadá e no Alasca.

Os eventos El Niño–Oscilação Sul são frequentemente seguidos de outro, o **La Niña**, um período de fortes ventos alísios que acentuam as correntes de ressurgência e de superfície do oceano e trazem tempos extremos de tipos diferentes dos ENOS para a maior parte do mundo. O La Niña é caracterizado por chuvas pesadas em muitas regiões dos trópicos, secas nas regiões temperadas do norte, e um aumento de atividade de furacões no Oceano Atlântico norte. As águas mais frias no Pacífico leste enfraquecem a corrente de jato subtropical e fortalecem a corrente de jato polar.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Um registro climático de meio milhão de anos. Os humanos têm registrado o clima sistematicamente por cerca de 200 anos, e esporadicamente por várias centenas de anos antes. A variação na espessura do crescimento dos anéis das árvores estende o registro do clima em algumas regiões — pelo menos do ponto de vista de uma árvore — para trás até milhares de anos. Se um registro climático abrange décadas, séculos ou milênios, pode-se ver tanto os ciclos climáticos regulares quanto as flutuações irregulares. E sobre os períodos mais longos? Sabemos da evidência geológica que o Hemisfério Norte passou por múltiplos ciclos glaciais durante os últimos milhões de anos, e que esses ciclos refletem padrões mais amplos de mudança de clima global, que influenciam a distribuição e a abundância dos organismos e suas respostas evolutivas às condições ambientais. Os cientistas estão agora passando para estudos de isótopos para obter um quadro direto da mudança de clima de longo prazo do nosso mundo dinâmico. Esses estudos estão baseados em medidas sensíveis das proporções de isótopos estáveis de oxigênio, carbono e outros elementos nos sedimentos oceânicos, núcleos de gelo, recifes de coral, estalactites em cavernas, e outras formações datáveis.

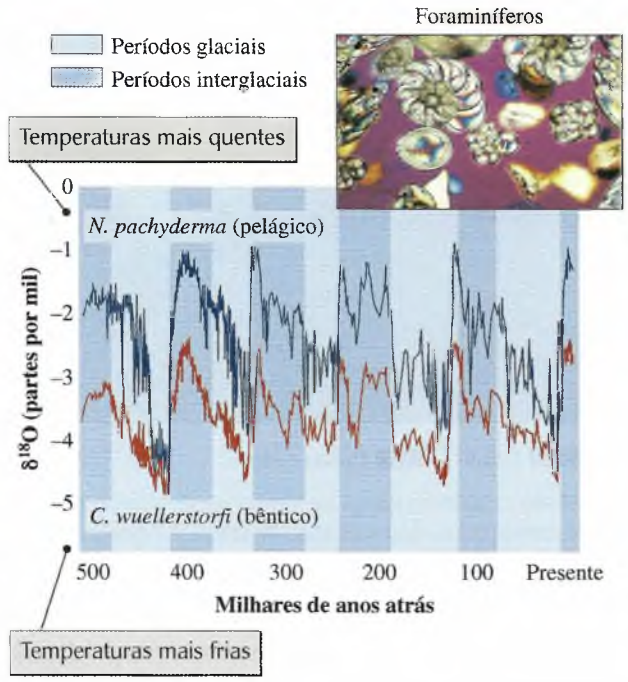


FIG. 4.15 As variações nas temperaturas marinhas são registradas pelos foraminíferos nos sedimentos de fundo. As variações nas proporções dos isótopos de oxigênio incorporados nas conchas dos foraminíferos nos sedimentos do Oceano Atlântico norte durante os últimos 500 mil anos. O valor de $\delta^{18}O$ se torna mais negativo à medida que a temperatura da água onde o foraminífero viveu diminui. O registro mostra claramente cinco períodos quentes interglaciais separados por períodos glaciais frios. Segundo J. F. McManus, D. W. Oppo, e J. L. Cullen, *Science* 283:971–975 (1999). *Inserção*: Conchas de várias espécies de foraminíferos. Fotografia de Charles Gellis/Photo Researchers.

Os sedimentos que se acumulam em camadas no fundo de um lago oceânico conservam um registro das condições locais através do tempo. Os sedimentos das bacias oceânicas profundas consistem amplamente em conchas de carbonatos de cálcio de pequenos protistas conhecidos como foraminíferos (Fig. 4.15). As conchas dessas criaturas mortas há muito agem como pequeninos termômetros permanentes, que proporcionam o registro de longo prazo das flutuações da temperatura. Os foraminíferos proporcionam este registro porque incorporam oxigênio na forma de carbonato em suas conchas. A maior parte do oxigênio na biosfera tem o peso atômico 16 e é denominado pela sua forma, ou *isótopo*, ^{16}O. O oxigênio também ocorre como um isótopo com dois nêutrons adicionais, que tem um peso atômico 18. O oxigênio-18, ou ^{18}O, é relativamente raro, compondo somente 0,2% do oxigênio da biosfera. O átomo do ^{18}O mais pesado é incorporado menos rapidamente nas conchas de carbonato de cálcio do que o ^{16}O. Esta diferença é representada como um valor delta de ^{18}O,

$$\delta^{18}O = 1.000 \times \frac{(^{18}O/^{16}O_{\text{amostra}} - {}^{18}O/^{16}O_{\text{água}})}{{}^{18}O/^{16}O_{\text{água}}}$$

que é a diferença proporcional em concentração de isótopo, expressada em partes por milhar, onde a "amostra" se refere ao carbonato da concha e a "água" se refere à Água do Oceano Médio Padrão (AOMP, ou SMOW), uma medida usada como uma referência internacional. Como a proporção de ^{18}O nas conchas dos foraminíferos é menor do que a proporção dissolvida na água do mar, os valores de $\delta^{18}O$ são negativos nessas análises. Mais importante para nossos propósitos aqui, a proporção de ^{18}O incorporado nas conchas aumenta com a temperatura de aproximadamente uma parte por milhar (isto é, uma unidade de $\delta^{18}O$) para cada aumento de 4°C na temperatura.

Jerry McManus e seus colegas do Instituto Oceanográfico de Woods Hole analisaram o núcleo sedimentar de 65 metros retirado do fundo do Oceano Atlântico norte, a noroeste da Irlanda. O registro de valores de $\delta^{18}O$ do núcleo sedimentar é mostrado na Fig. 4.15. Como seria de esperar, as temperaturas indicadas pelas conchas dos foraminíferos *Neogloboquadrina pachyderma* habitantes da superfície estão vários graus mais altas do que aquelas indicadas pelos habitantes do fundo, os *Cibicidoides wuellerstorfi* (desculpe, eles não têm nomes comuns). As conchas de ambas as espécies, contudo, exibem ciclos de temperatura de 100.000 anos, correspondentes aos ciclos climáticos glaciais e interglaciais. As mudanças de temperatura no fundo do oceano acompanham as da superfície, confirmando que nenhum lugar na Terra escapa às variações do clima. Sobrepostas aos ciclos de temperatura de longo prazo, existem numerosas variações de duração mais curta. Essas variações correspondem a uma ampla gama de padrões climáticos globais resultantes de variações periódicas na forma da órbita da Terra, que traz a Terra ligeiramente mais próxima ou afastada do Sol.

Características topográficas causam variações locais no clima

Os padrões primários globais no clima da Terra resultam do aquecimento solar desigual da superfície da Terra do equador

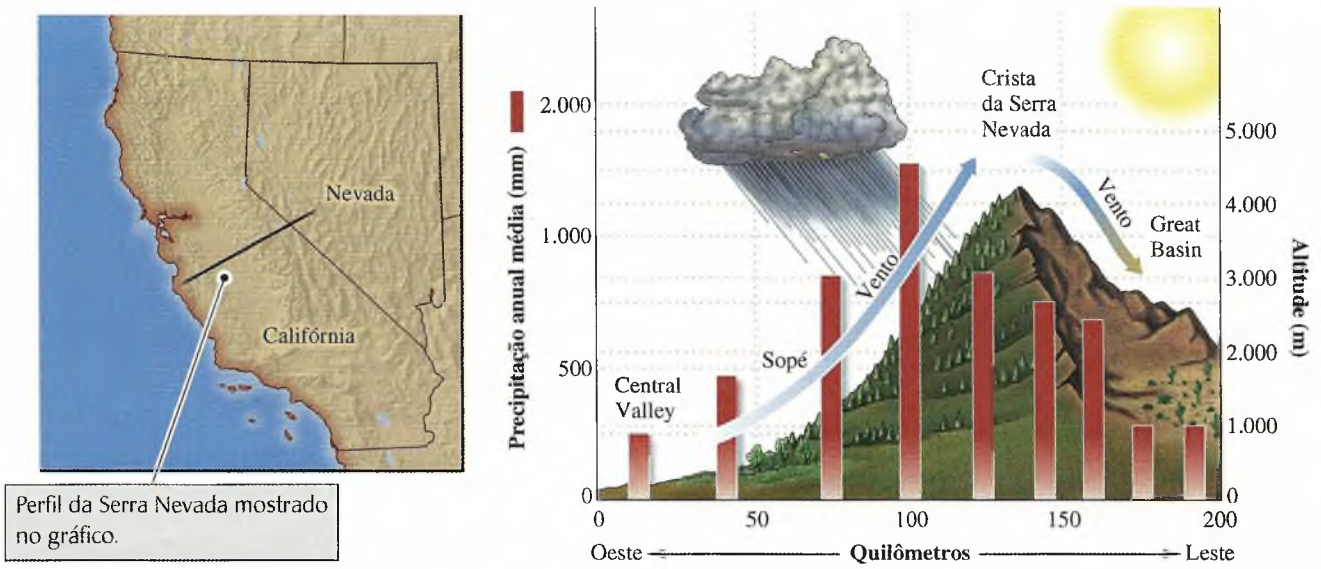


FIG. 4.16 Cadeias de montanhas influenciam os padrões de precipitação local. Na Serra Nevada da Califórnia, o vento prevalecente vem de oeste através do vale central da Califórnia. À medida que o ar carregado de umidade é defletido para cima pelas montanhas, se resfria, e sua umidade se condensa, resultando em pesadas chuvas na encosta ocidental. À medida que o ar corre para baixo pela encosta oriental, se aquece e começa a reter umidade, criando condições áridas na Great Basin ("Grande Bacia"). Segundo E. R. Pianka, *Evolutionary Ecology*, 4th ed., Harper & Row, New York (1988).

para os polos. Contudo, as posições das massas de Terra continentais exercem efeitos secundários importantes sobre a temperatura e a precipitação. Por exemplo, em qualquer dada latitude, a chuva cai mais copiosamente no Hemisfério Sul porque os oceanos e lagos cobrem uma proporção maior de sua superfície (81%, comparado com 61% no Hemisfério Norte). A água evapora mais rapidamente de superfícies expostas de corpos de água do que do solo e da vegetação. Pela mesma razão, o interior de um continente normalmente experimenta uma precipitação menor do que a sua costa, simplesmente porque se situa mais afastado das grandes áreas de evaporação de água, a superfície dos oceanos. Além disso, os climas costeiros (marítimos) variam menos do que os climas interiores (continentais) porque as capacidades de armazenamento de calor das águas oceânicas reduzem as flutuações de temperatura próximo à costa. Por exemplo, as temperaturas mensais médias mais quentes e mais frias próximo à costa do Pacífico da América do Norte em Portland, Oregon, diferem de somente 16°C. Mais para o interior, esta variação aumenta para 18°C, em Spokane, Washington; 26°C em Helena, Montana; e 33°C em Bismark, Dakota do Norte.

Ventos de superfície e sombras de chuva

Os padrões de vento globais interagem com outras características da paisagem para criar precipitação. As montanhas forçam o ar para cima, fazendo-o se resfriar e perder sua umidade em forma de precipitação no lado de barlavento. À medida que o ar desce a encosta de sotavento e viaja por sobre as terras baixas além, captura umidade e cria ambientes áridos chamados de **sombras de chuva** (Fig. 4.16). Os desertos da *Great Basin* ("Grande Bacia") do oeste dos Estados Unidos e o Deserto de Gobi na Ásia estão nas sombras de chuva de grandes cadeias montanhosas.

O Panamá se situa a 10° N e, como outras áreas na parte norte dos trópicos, passa por um inverno seco e ventoso sob a influência dos ventos alísios, e por um verão úmido e chuvoso sob a influência da Convergência Intertropical. Como os ventos alísios vêm do norte e do leste, o clima do Panamá é mais úmido no lado norte (Caribe) do istmo do que no lado sul (Pacífico). As montanhas interceptam a umidade vinda da costa caribenha e produzem uma sombra de chuva (Fig. 4.17). De fato, as terras

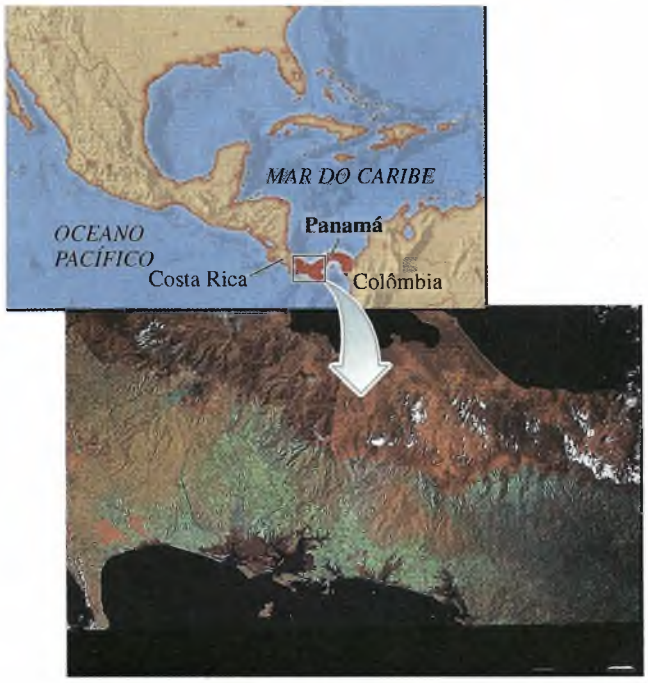


FIG. 4.17 Os ventos alísios criam uma sombra de chuva na América Central. Esta imagem de satélite artificialmente colorida do oeste do Panamá durante a estação seca mostra uma floresta densa (marrom) ao norte da divisa continental, onde os ventos prevalecentes sopram o ar úmido do Mar do Caribe. Ao sul da divisa continental, no lado do Pacífico do istmo, a cor verde indica pastos e florestas secas. Cortesia de Marcos A. Guerra, Smithsonian Tropical Research Institute.

FIG. 4.18 Muitas árvores soltam suas folhas durante a estação seca. Estas árvores estão crescendo na sombra da chuva na encosta do Pacífico do Panamá. Fotografia de R. E. Ricklefs.

baixas do Pacífico são tão secas durante os meses de inverno, que a maioria das árvores perdem suas folhas para evitar o estresse de água (Fig. 4.18).

Influências topográficas no clima

A topografia e a geologia podem modificar o ambiente numa escala local nas regiões que de outra forma teriam um clima uniforme. Em áreas de relevo, a encosta da Terra e sua exposição ao sol influenciam a temperatura e o conteúdo de umidade do solo. Os solos em encostas íngremes podem ter boa drenagem, causando estresse de seca para as plantas na encosta, ao mesmo tempo em que água satura os solos das terras baixas vizinhas. Em regiões áridas, as águas correntes baixas e os leitos de rios sazonalmente secos podem sustentar florestas **ripárianas** bem desenvolvidas, que acentuam a contrastante desolação do deserto circundante. No Hemisfério Norte, as encostas voltadas para o sul recebem mais luz solar, e o seu poder de aquecimento e de secagem limita a vegetação a formas **xéricas**, arbustivas e resistentes à seca. As encostas adjacentes voltadas para o norte permanecem relativamente frias e úmidas e hospedam uma vegetação mésica que exige umidade (Fig. 4.19).[2]

A temperatura do ar diminui cerca de 6°–10°C para cada 1.000 m de aumento na elevação, dependendo da região. Esta redução na

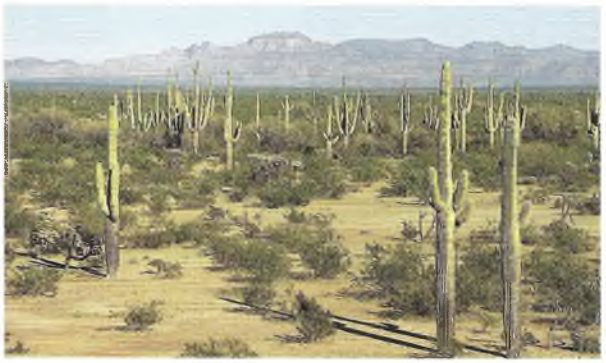
[2]N.T.: Observar que o contrário ocorre no Hemisfério Sul, com encostas norte mais secas e encostas sul mais úmidas.

FIG. 4.19 A topografia pode modificar o ambiente numa escala local. A exposição influencia a vegetação nas encostas das montanhas de San Gabriel, perto de Los Angeles, Califórnia. A encosta norte mais fria (à esquerda) sustenta uma floresta de pinheiros e carvalhos, enquanto a vegetação de chaparral xerófila arbustiva cresce na encosta sul (à direita). Fotografia de R. E. Ricklefs.

temperatura, causada pela expansão do ar nas pressões atmosféricas mais baixas e altitudes mais altas, é denominada **resfriamento adiabático**. Suba alto o bastante, mesmo nos trópicos, e você encontrará temperaturas congelantes e neves eternas. Nas regiões onde a temperatura no nível do mar tem uma média de 30°C, temperaturas congelantes são encontradas acima de cerca de 5.000 m, a elevação aproximada da linha de neve nas montanhas tropicais.

Nas latitudes temperadas do norte, uma queda de 6°C na temperatura a cada 1.000 metros de elevação corresponde à mudança de temperatura encontrada num aumento de 800 km na latitude. Em muitos aspectos, o clima e a vegetação dos locais de alta elevação se assemelham àqueles das localidades no nível do mar em latitudes mais altas. Mas, a despeito destas semelhanças, os ambientes de montanha usualmente variam menos de estação para estação do que em suas contrapartes mais baixas nas latitudes mais altas. As temperaturas dos ambientes de montanha tropicais variam menos sazonalmente do que aquelas dos ambientes de montanha em latitudes mais altas (embora possam variar significativamente entre o dia e a noite), e algumas dessas áreas permanecem sem gelo durante o ano todo, o que torna possível para muitas plantas e animais tropicais viverem em ambientes frios encontrados lá.

Nas montanhas do sudoeste dos Estados Unidos, as mudanças nas comunidades vegetais com a elevação resultam em cinturões mais ou menos distintos de vegetação, o que o naturalista C. Hart Merriam do século 19 denominou de **zona de vida**. O esquema de Merriam de classificação inclui cinco amplas zonas, que ele denominou, da mais baixa para a mais alta elevação (ou do sul para o norte), Sonora inferior, Sonora superior, Transição, Canadense (ou Hudsoniana) e Alpina (ou Ártico–Alpina) (Fig. 4.20). Em baixas elevações encontra-se uma associação de cacto e arbusto de deserto, característica do deserto de Sonora do norte do México e sul do Arizona. Nas florestas ripárianas ao longo de leitos de rio, as plantas e os animais têm um distinto odor tropical. Muitos beija-flores e papa-moscas, "gatos-de-cauda-anelada", jaguares e queixadas fazem sua única aparição em zonas temperadas nessa área. Na zona Alpina, 2.600 m acima, encontra-se uma paisagem que lembra a tundra do norte do Ca-



Zona do Sonora inferior

Zona do Sonora superior

Zona do Sonora superior, fronteira superior

Zona de transição

Zona canadense

Zona alpina

FIG. 4.20 A vegetação muda com a altitude nas montanhas do Arizona. Nas áreas mais baixas (fotos de cima) a zona inferior do Sonora sustenta em sua maior parte cactos saguaro, pequenas árvores de deserto, como o paloverde e a *Prosopis*, numerosas herbáceas anuais e perenes, e pequenos cactos suculentos. Os agaves e as gramíneas são elementos abundantes do Sonora superior, e os carvalhos aparecem na direção da fronteira superior. Nas partes mais altas, grandes árvores predominam: pinheiro ponderosa na zona de transição, espruce e abeto na zona canadense. Estas árvores gradualmente dão lugar a arbustos, salgueiro, herbáceas e liquens na zona alpina acima da linha das árvores. Fotografias de Tom Bean/DRK Photo.

nadá e do Alasca. Desse modo, ao subir 2.600 m, experimentam-se mudanças no clima e vegetação que ocorreriam no curso de uma jornada de 2.000 km ou mais para o norte ao nível do mar.

O clima e o leito rochoso subjacente interagem para diversificar os solos

O clima afeta a distribuição de plantas e animais indiretamente através de sua influência no desenvolvimento do solo, que proporciona o substrato no qual as raízes das plantas crescem e muitos animais se alojam. As características do solo determinam sua capacidade em reter a água e em tornar os minerais necessários para crescimento das plantas disponíveis. Desse modo, sua variação fornece uma chave para o entendimento das distribuições das espécies vegetais e da produtividade das comunidades biológicas.

O **solo** desafia a elaboração de uma simples definição, mas podemos descrevê-lo como a camada de material alterado química e biologicamente que recobre a rocha ou outros materiais inalterados na superfície terrestre. Ele inclui minerais derivados da rocha matriz, minerais modificados formados dentro do solo, matéria orgânica fornecida pelas plantas, água e ar dentro dos poros, raízes vivas de plantas, micro-organismos, e os vermes e artrópodes maiores que fazem do solo sua casa.

Nos lugares em que um corte recente para uma estrada ou uma escavação expõe o solo numa seção transversal, pode-se

FIG. 4.21 Os perfis do solo podem apresentar diferentes camadas, ou horizontes. (a) Este solo de pradaria de Nebraska é intemperizado até uma profundidade de cerca de 90 cm, onde o subsolo encontra o material parental, que consiste em sedimentos depositados pelo vento, ricos em cálcio, pouco agregado (*loess*). O horizonte B (entre as setas) contém menos material orgânico que as camadas acima dele. A precipitação em Nebraska não é abundante, mas é suficiente para lixiviar rápida e completamente os íons solúveis do solo. Dessa forma, não há redeposição destes íons no horizonte B. O horizonte C tem cor clara e foi lixiviado parcialmente de seu cálcio. (b) Neste solo de pradaria do Texas, o horizonte A tem apenas cerca de 15 cm de espessura. O horizonte B se estende até o fundo da camada escura, que representa material orgânico redepositado do horizonte A. Bastante cálcio foi redepositado na base do horizonte B e no horizonte C abaixo dele. Como estes solos se formaram em climas secos, nenhum dos perfis tem um horizonte E bem definido. Cortesia do U. S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

frequentemente notar camadas distintas, chamadas de **horizontes** (Fig. 4.21). Um perfil de solo genérico e um tanto quanto simplificado tem diversas divisões que, de cima para baixo, são denominadas horizontes O, A, E, B, C e R (Tabela 4.1). Cinco fatores determinam as características do solo: o clima, o material parental (rocha matriz, rocha subjacente), a vegetação, a topografia local e, até certo ponto, a idade. Os horizontes de solo revelam a influência decrescente dos fatores climáticos e bióticos à medida que a profundidade aumenta.

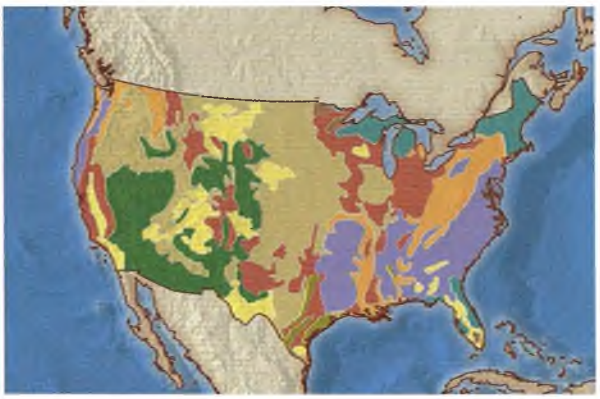
Os solos existem em estado dinâmico modificando-se à medida que se desenvolvem sobre rochas recentemente expostas. E mesmo depois que atingem propriedades estáveis, permanecem num estado de fluxo constante. A água do subsolo remove algumas substâncias; outros materiais penetram no solo pela vegetação, pela precipitação, como poeira que se deposita e da rocha matriz subjacente. Com pouca chuva, a rocha matriz se decompõe lentamente e a produção vegetal apresenta poucos detritos orgânicos ao solo. Assim, as regiões áridas possuem tipicamente solos mais rasos, com o leito rochoso situando-se próximo à superfície. Os solos podem nem mesmo chegar a se formar nos lugares onde o leito rochoso decomposto e os detritos são erodidos tão rapidamente quanto se formam. O desenvolvimento do

TABELA 4.1 Características dos principais horizontes de solo

Horizonte de solo	Características
O	Principal serapilheira orgânica morta. A maioria dos organismos do solo habitam esta camada.
A	Uma camada rica em húmus, consistindo em material orgânico parcialmente decomposto misturado com solo mineral.
E	Uma região de lixiviação de minerais do solo. Como os minerais são dissolvidos pela água — ou seja, mobilizados — nesta camada, as raízes das plantas frequentemente se concentram aqui. Eluviação (daí o horizonte "E") se refere ao movimento para baixo de material suspenso ou dissolvido no solo por lixiviação.
B	Uma região de pouco material orgânico, cuja composição química se assemelha àquela da rocha subjacente. Os minerais de argila e óxidos de alumínio e ferro lixiviados para fora do sobrejacente horizonte E por vezes são depositados aqui (iluviação).
C	Principalmente material pouco alterado, semelhante ao material parental. Carbonatos de cálcio e magnésio se acumulam nesta camada, especialmente em regiões secas, formando às vezes camadas duras e impenetráveis ou "*pans*" (panelas).
R	Material parental (matriz) inalterado.

TABELA 4.2 Tipos de solos, suas características e sua distribuição

Alfissolos	Solos minerais úmidos e moderadamente intemperizados
Aridossolos	Solos minerais secos com pouca lixiviação e acúmulos de carbonato de cálcio
Entissolos	Solos minerais recentes sem desenvolvimento de horizontes de solo
Histossolos	Solos orgânicos de pântano de turfas; estrume
Inceptissolos	Solos jovens, fracamente intemperizados
Molissolos	Solos bem desenvolvidos, com alto teor de matéria orgânica e cálcio; muito produtivos
Oxissolos/Andissolos	Solos lateríticos, profundamente intemperizados dos trópicos úmidos **(sem representação nos Estados Unidos continental)**
Spodossolos	Solos ácidos podzolizados de climas frequentemente frios e úmidos, com horizontes rasos lixiviados e uma camada de deposição mais profunda
Ultissolos	Solos altamente intemperizados, de climas úmidos e quentes, com abundantes óxidos de ferro
Vertissolos	Alto conteúdo de argilas túrgidas desenvolvendo profundas fendas nas estações secas



solo também é interrompido cedo nos depósitos aluviais, onde as camadas frescas de silte depositadas a cada ano pelas inundações soterram o material mais antigo. No outro extremo, a formação do solo avança rapidamente em parte dos trópicos úmidos, onde as alterações químicas da rocha matriz podem se estender até a profundidade de 100 m. A maioria dos solos das zonas temperadas tem profundidades intermediárias, estendendo-se a uma média de cerca de 1 metro. As variedades de tipo de solo, suas características e distribuições são apresentadas na Tabela 4.2.

Intemperismo

O **intemperismo** — alteração física e química do material rochoso próximo à superfície da Terra — ocorre onde quer que as águas superficiais penetrem. O repetido congelamento e descongelamento da água nas fendas quebra fisicamente a rocha em pedaços menores e expõe uma área maior de superfície à ação química. A alteração química inicial da rocha ocorre quando a água dissolve alguns de seus minerais mais solúveis, especialmente o cloreto de sódio (NaCl) e o sulfato de cálcio ($CaSO_4$). Outros materiais como óxidos de titânio, alumínio, ferro e silício se dissolvem menos prontamente.

O intemperismo do granito exemplifica alguns processos básicos da formação do solo. Os minerais responsáveis pela textura granulosa do granito — feldspato, mica e quartzo — consistem em várias combinações de óxido de alumínio, ferro, silício, magnésio, cálcio e potássio, juntamente com outros compostos menos abundantes. A chave para o intemperismo está no deslocamento de certos elementos desses minerais — notavelmente o cálcio, o magnésio, o sódio e o potássio — por íons de hidrogênio, seguido da reorganização dos óxidos remanescentes em novos minerais. Este processo químico proporciona a estrutura básica do solo. O quartzo, um tipo de sílica (SiO_2), é relativamente insolúvel sob condições frias e temperadas e permanece pouco alterado como grãos de areia no solo derivado da rocha matriz granítica.

Os grãos de feldspato e mica consistem em aluminossilicatos de potássio, magnésio e ferro. Os íons de hidrogênio percolando através do granito deslocam os íons de potássio e magnésio, e o ferro, o alumínio e o silício remanescentes formam novos materiais insolúveis, particularmente partículas de argila. Essas partículas são importantes para a capacidade dos solos em reter água e nutrientes. Quando o magnésio (Mg^{2+}) é deslocado pelo hidrogênio (H^+), uma partícula de argila ganha uma carga negativa; quando o alumínio (Al^{3+}) é deslocado pelo ferro (Fe^{2+}) ou magnésio, a partícula de argila ganha outra carga negativa. Essas cargas negativas se acumulam na superfície externa da partícula de argila, onde retêm cátions básicos — íons positivamente carregados, tais como cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}), potássio (K^+) e sódio (Na^+). A capacidade de um solo de reter esses cátions, chamada de **capacidade de troca catiônica**, proporciona um índice de fertilidade do solo. Os solos jovens têm relativamente poucas partículas de argila e pouco material orgânico adicionado, tal que o seu perfil é pouco desenvolvido e a fertilidade do solo é relativamente baixa. A fertilidade do solo aumenta com o tempo até um certo ponto. Em última instância, contudo, o intemperismo decompõe as partículas de argila, a capacidade de troca catiônica diminui e a fertilidade do solo cai.

De onde vem o hidrogênio envolvido no intemperismo? Ele deriva de duas fontes. Uma delas é o ácido carbônico, que se forma quando o dióxido de carbono se dissolve na água das chuvas (veja o Capítulo 2). Nas regiões não afetadas pela poluição ácida, a concentração de íons de hidrogênio na água da chuva produz um pH em torno de 5. A outra fonte de íons de hidrogênio é a oxidação de matéria orgânica no próprio solo. O metabolismo de carboidratos, por exemplo, produz dióxidos de carbono, e a dissociação do ácido carbônico resultante gera íons hidrogênios adicionais. Na floresta experimental de Hubbard Brook de New Hampshire (veja o Capítulo 24), esses processos internos são responsáveis por cerca de 30% dos íons de hidrogênio usados para o intemperismo do leito rochoso; o restante vem da precipitação.

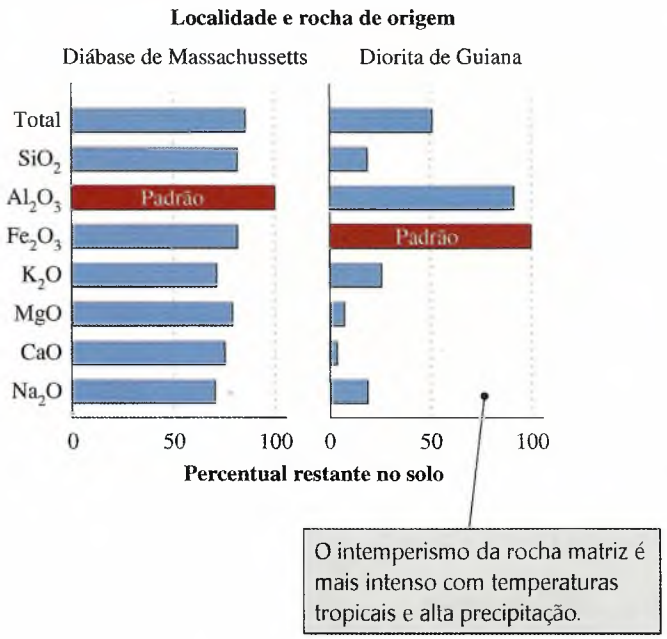


FIG. 4.22 O intemperismo é mais severo nos trópicos do que nos climas temperados. Um intemperismo diferencial resulta na remoção diferenciada de minerais de rochas matrizes graníticas em Massachussetts (42°N) e na Guiana (6°N). As barras mostram a quantidade de cada mineral remanescente no solo como uma percentagem da quantidade de mineral (óxido de alumínio ou óxido de ferro) assumido como o componente mais estável do solo na sua região (rotulado de padrão). Segundo E. W. Russell, *Soil Conditions and Plant Growth*, 9th ed., Wiley, New York (1961).

FIG. 4.23 Solos podzolizados têm fertilidade reduzida. Este perfil de 1 metro de profundidade de um solo podzolizado no norte de Michigan apresenta uma forte lixiviação do horizonte A. O horizonte E de coloração clara e o horizonte B de coloração escura imediatamente abaixo dele formam faixas distintas. Compare a ausência geral de raízes do horizonte E fortemente eluviado com sua presença no horizonte B iluviado abaixo dele. Fotografia de R. E. Ricklefs.

As mudanças na composição química à medida que o granito se intemperiza da rocha para o solo em diferentes regiões climáticas mostra que o intemperismo é mais severo sob condições tropicais de alta temperatura e precipitação (Fig. 4.22). Os solos tropicais altamente intemperizados tendem a ter baixas capacidades de troca catiônica e pouca fertilidade natural. A alta produtividade de algumas florestas tropicais fluviais depende mais da rápida ciclagem de nutrientes próximo à superfície do solo do que do conteúdo de nutrientes do solo propriamente dito.

Podzolização

Sob condições amenas e temperadas de temperatura e precipitação, os grãos de areia e partículas de argila resistem ao intemperismo e formam componentes estáveis do solo. Em solos ácidos em regiões frias e úmidas da zona temperada, no entanto, as partículas de argila se decompõem do horizonte E, e seus íons solúveis são transportados para baixo e depositados no horizonte B mais abaixo. Este processo, conhecido como **podzolização**, reduz a fertilidade das camadas superiores do solo.

Os solos ácidos ocorrem principalmente nas regiões frias, onde árvores e folhas aciculadas dominam as florestas. A lenta decomposição da serapilheira de folhas depositadas por árvores de espruce (*spruce*) e abeto (*fir*) produz ácidos orgânicos, que promovem altas concentrações de íons de hidrogênio. Além disso, a precipitação geralmente excede a evaporação em regiões de podzolização. Sob essas condições úmidas, devido à água continuamente se mover para baixo através do perfil do solo, pouco material formador de argila é transportado para cima a partir do leito rochoso intemperizado abaixo.

Na América do Norte, a podzolização avança ainda mais longe sob as florestas de espruce e abeto na Nova Inglaterra e na região dos Grandes Lagos, e também num grande cinturão ao sul e oeste do Canadá. Um perfil típico de um solo altamente podzolizado (Fig. 4.23) revela notáveis faixas correspondentes às regiões de lixiviação (eluviação) e redeposição (iluviação). O horizonte A é escuro e rico em matéria orgânica. Embaixo dele existe um horizonte E de cor clara, do qual foi lixiviada a maior parte do conteúdo de argila. Em consequência, o horizonte E consiste principalmente em material estrutural arenoso que não retém água nem nutrientes. Normalmente, encontra-se uma faixa escura imediatamente abaixo do horizonte E. Esta é a camada superior do horizonte B, onde óxidos de ferro e alumínio são redepositados. Outros minerais com maior mobilidade podem se acumular em alguma extensão nas partes inferiores do horizonte B, que então se transforma quase imperceptivelmente no horizonte C, e por fim na rocha matriz (horizonte R).

Laterização

Os solos se intemperizam a grandes profundidades nos climas quentes e úmidos de muitas regiões tropicais e subtropicais. Umas das mais notáveis características do intemperismo sob essas condições é a decomposição das partículas de argila, que resulta na lixiviação do silício do solo, deixando os óxidos de ferro e alumínio predominando no perfil do solo. Este processo é chamado de **laterização**, e os óxidos de ferro e alumínio dão

(a) (b) (c)

FIG. 4.24 Os solos lateríticos têm pouca argila e retêm poucos nutrientes. (a) Um corte de estrada recente na Bacia Amazônica no Equador mostra um perfil de solo tipicamente laterítico. (b) Note as raízes no alto do horizonte B numa camada de material orgânico iluviado. (c) Solos muito oxidados e profundamente intemperizados são também encontrados no sudeste dos Estados Unidos, como nesta área erodida do oeste do Tennessee. Fotografias (a) e (b) de R. E. Ricklefs; fotografia (c) cortesia do U. S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

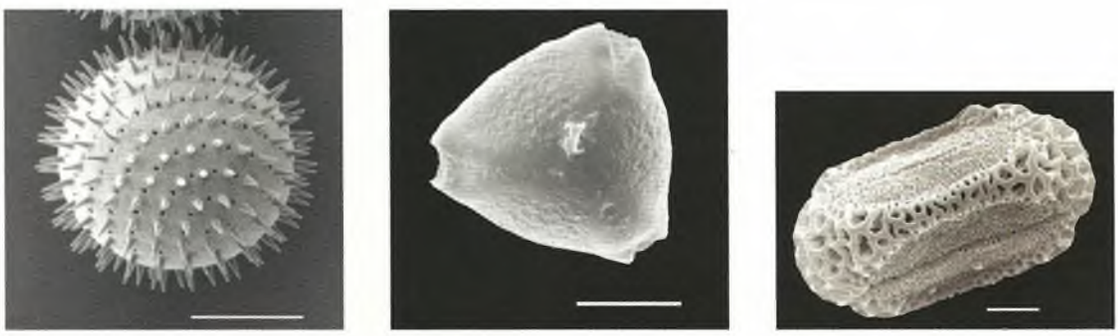
aos solos lateríticos sua coloração avermelhada característica (Fig. 4.24). Mesmo que uma rápida decomposição de material orgânico nos solos tropicais contribua com abundantes íons de hidrogênio, as bases formadas pela decomposição das partículas de argila os neutralizam. Consequentemente, os solos lateríticos não são ácidos, mesmo que sejam profundamente intemperizados. A laterização é intensificada em certos solos que desenvolvem rocha matriz deficiente em quartzo (SiO_2), mas rica em ferro e magnésio (basalto, por exemplo); esses solos contêm pouca argila para começar o processo porque não possuem silício. A despeito da rocha matriz, o intemperismo atinge mais fundo e a laterização vai mais longe nos solos baixos, como os da Bacia Amazônica, onde as camadas superficiais altamente intemperizadas não são erodidas e os perfis de solo são muito antigos.

Uma das consequências da laterização é que muitos solos tropicais têm uma baixa capacidade de troca catiônica. Na ausência de argila e matéria orgânica, os nutrientes minerais são rapidamente lixiviados do solo. Onde os solos são profundamente intemperizados, logo os materiais formados pela decomposição do material parental estão simplesmente muito longe da superfície para contribuir com a fertilidade do solo. Além disso, uma forte precipitação mantém a água descendo através do perfil do solo, impedindo o movimento para cima dos nutrientes. Em geral, quanto mais profundas as fontes primárias de nutrientes no leito rochoso inalterado, mais pobres serão as camadas superficiais. Os solos ricos, contudo, de fato se desenvolvem em muitas regiões tropicais, particularmente em áreas montanhosas onde a erosão continuamente remove as camadas superficiais pobres em nutrientes, e em áreas vulcânicas onde a rocha matriz da cinza e da lava é frequentemente rica em nutrientes como o potássio.

A formação do solo enfatiza o papel do ambiente físico — particularmente o clima, a geologia e o relevo — em criar as incríveis variedades de ambientes para a vida que existem na superfície da Terra e em suas águas. No próximo capítulo, veremos como esta variedade afeta a distribuição das formas de vida e a aparência das comunidades biológicas.

ECÓLOGOS EM CAMPO

O que veio primeiro, o solo ou a floresta? Quando as geleiras regrediram na maior parte da Europa e da América do Norte, começando cerca de 18.000 anos atrás, mudanças dramáticas na vegetação e no solo se passaram através da paisagem. Na Europa Central, estepes frias e secas foram substituídas por florestas coníferas e depois pelas florestas decíduas que ocorrem



(a) (b) (c)

FIG. 4.25 Grãos de pólen de tipos diferentes de plantas têm padrões de superfície diferentes que lhes permitem serem identificados. Estas micrografias eletrônicas de varredura (×500) mostram grãos de pólen de três plantas subtropicais da América do Norte: (a) *Callirhoe involucrata*, (b) *Ceanothus americanus* e (c) *Polygonella americana*. Fotografias (a) e (b) de T. Nutall, J. Torrey e A. Gray; fotografia (c) de F. von Fischer e C. von Meyer.

por toda a região hoje. Aproximadamente na mesma época da transição das coníferas para a floresta decídua, houve uma mudança de solos fortemente podzolizados para ricos solos marrons de floresta (alfissolos). Porém, como a ecóloga britânica Kathy Willis e seus colegas da Universidade de Cambridge perguntaram, "O que veio primeiro? O aquecimento climático resultou em uma transformação de um tipo de solo em um outro, o que por sua vez resultou numa mudança na composição da floresta, ou a vegetação mudou primeiro e subsequentemente alterou o solo?"

A resposta, pelo menos para uma área do nordeste da Hungria, veio de uma amostra de sedimentos removidos do pequeno e raso lago Kis-Mohos Tó. Os grãos de pólen (Fig. 4.25) ficam aprisionados nos sedimentos do lago, como os minerais carregados pelas águas dos solos que circundam o lago. O pólen e os minerais contam a história das mudanças na vegetação e nos solos através do tempo.

O que a amostra de sedimento do lago Kis-Mohos Tó revela? Primeiro, o registro de pólen nos conta que a floresta local mudou de conífera para decídua em poucos séculos. Você pode ver na Fig. 4.26 que o espruce, o pinheiro e a bétula, árvores típicas das florestas boreais, desapareceram abruptamente da região há cerca de 9.500 anos, e foram logo substituídas por uma floresta decídua de carvalho–*hornbeam*. Até o momento desta transição, a maior parte do sedimento do lago era inorgânica, sugerindo que a área era fria e improdutiva. O alumínio, o potássio e o magnésio em abundância, no núcleo do sedimento, sugerem uma rápida decomposição e lixiviação das partículas de argila nos solos do entorno, típicas de uma área altamente podzolizada. A primeira indicação de mudança foi uma liberação de grande quantidade de estrôncio e bário no lago. As árvores de espruce preferencialmente retiram esses elementos do solo em vez de cálcio. O estrôncio e o bário são depositados nas acículas do espruce e depois se acumulam como uma camada espessa de serapilheira no chão da floresta. Willis e seus colegas interpretaram a liberação desses elementos no solo e nas águas superficiais fluindo para o lago Kis-Mohos Tó como um resultado da rápida decomposição da serapilheira do espruce.

O que desencadeou essa rápida decomposição? É difícil saber com certeza, mas novamente o núcleo do sedimento fornece uma pista na forma de um aumento contemporâneo nas partículas de carvão que entram no lago. Os modelistas de clima sugerem que a Europa Central passou por um período quente e seco entre 10.000 e 9.000 anos atrás, após o fim do *Dryas* Recente. Esse clima pode ter promovido incêndios naturais que dizimaram as camadas de serapilheira das florestas coníferas. O aparecimento de carvão nas amostras dos sedimentos também está associado com um pico de esporos de samambaias, o que é um sinal seguro de incêndios frequentes. As samambaias colonizam rapidamente áreas queimadas e produzem um crescimento luxuriante poucos anos depois de um incêndio ter varrido por completo uma floresta (Fig. 4.27). Os incêndios marcam a transição de florestas de coníferas para decíduas porque os pinheiros desaparecem e são substituídos por carvalhos nesse momento.

Depois que as árvores decíduas de folhas largas se estabeleceram, grandes quantidades de ferro, magnésio e fósforo foram liberadas no lago durante outro período curto. Isto representa um período de lixiviação desses elementos sobre as condições ainda ácidas do solo das florestas, provavelmente acompanhada por uma redução transitória na fertilidade do solo. A fase final da transição é marcada por um aumento do cálcio na amostra do sedimento. O cálcio não é particularmente abundante na rocha subjacente naquela região, mas as árvores decíduas, como os carvalhos, preferencialmente o retiram do solo e começam a enriquecer o conteúdo de cálcio das camadas superiores através da queda anual de suas folhas.

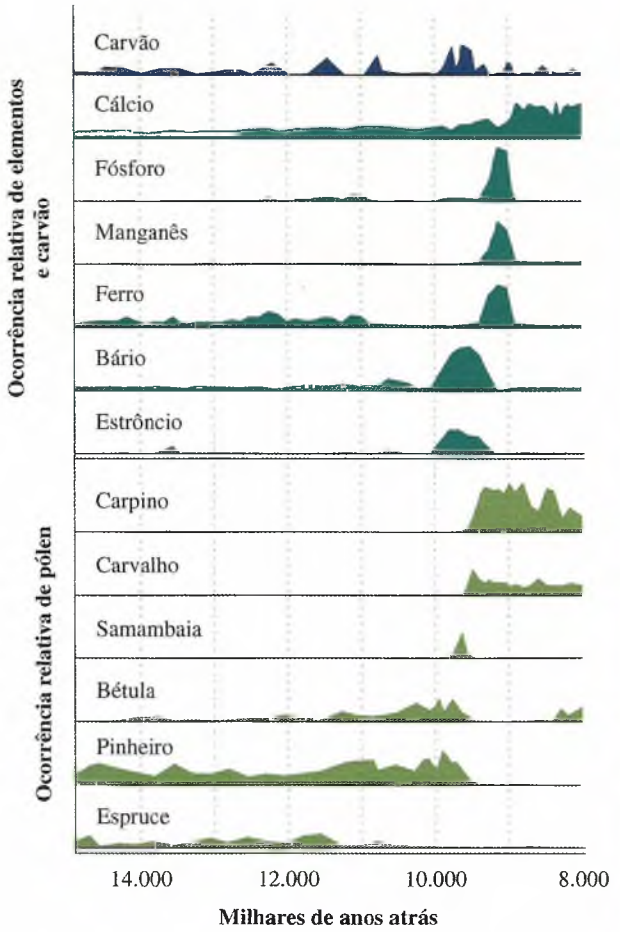


FIG. 4.26 As camadas de sedimentos em lagos preservam a história das mudanças ambientais na bacia circundante. O conteúdo de um núcleo de sedimento do Lago Kis-Mohos Tó, na Hungria, mostra a substituição de florestas de acículas por florestas decíduas de folhas largas e as mudanças correspondentes nos solos há cerca de 10.000 anos. De K. J. Willis et al., *Ecology* 78(3):740–750 (1997).

FIG. 4.27 As samambaias crescem abundantemente em áreas recentemente queimadas. O solo desta floresta de Aspen recentemente queimada no norte de Michigan está coberto de samambaias. Fotografia de R. E. Ricklefs.

Então, o que mudou primeiro? O solo ou a floresta? Claramente, o solo reteve sua natureza ácida e podzolizada até bem depois do estabelecimento da vegetação decídua, então, aparentemente, a mudança de vegetação causou a mudança de solo nesse caso, ilustrando a contribuição da vegetação para o desenvolvimento do solo. A mudança da vegetação em si teve evidentemente como ignição, por assim dizer, os climas mais quentes e secos, que eram menos favoráveis para o espruce e causaram incêndios que criaram clareiras nas florestas de pinheiros. Estas clareiras permitiram que o carvalho e outras espécies de folhas largas invadissem.

RESUMO

1. Padrões climáticos globais resultam de uma entrada diferencial de radiação solar em diferentes latitudes e da redistribuição da energia térmica pelos ventos e correntes oceânicas.

2. Os ciclos climáticos periódicos seguem os ciclos astronômicos, incluindo a rotação da Terra sobre seu eixo (diária), a revolução da Lua em torno da Terra (aproximadamente mensal) e a revolução da Terra em torno do Sol (anual). Variações na circulação atmosférica e oceânica ocorrem em períodos longos de dezenas a muitos milhares de anos.

3. A radiação solar e os ventos são responsáveis pela evaporação e circulação de vapor de água na atmosfera e assim pelos padrões globais e sazonais de precipitação. A pressão de vapor de equilíbrio da água aumenta com a temperatura.

4. O ar é aquecido e sobe no equador, onde a radiação solar é mais intensa, e então se resfria e desce a cerca de 30° norte e sul, formando as células de Hadley sobre os trópicos. O ar descendente das células de Hadley provoca células secundárias, chamadas de células de Ferrel, sobre as zonas temperadas, que por sua vez criam células polares em latitudes mais altas. Este padrão global é conhecido como circulação de Hadley.

5. A variação nas condições marinhas é estabelecida numa escala global pelas correntes oceânicas determinadas pelo vento. Estas correntes redistribuem o calor sobre a superfície da Terra e afetam fortemente os climas do planeta. As correntes de ressurgência, causadas pelos ventos, pela topografia da bacia oceânica e pelas variações na densidade da água relacionadas com a temperatura e a salinidade, trazem águas frias e ricas em nutrientes para a superfície em algumas áreas.

6. A circulação termoalina, causada pelas diferenças na densidade das massas de água, move massas de água em grandes profundidades entre as bacias oceânicas. Esse padrão de circulação pode ser interrompido por mudanças climáticas que derretam o gelo glacial ou marinho, mudando a salinidade das águas de superfície.

7. A sazonalidade nos ambientes terrestres é causada pela inclinação do eixo de rotação da Terra em relação ao Sol. Nos trópicos, o movimento para norte e sul da Convergência Intertropical, que segue o movimento do equador solar, resulta em estações pronunciadamente chuvosas e secas. Em latitudes mais altas, as estações são principalmente expressadas como ciclos anuais de temperatura.

8. O aquecimento e o resfriamento sazonal influenciam as características dos lagos na zona temperada que passa por congelamentos na superfície durante o inverno. Durante o verão, tais lagos se tornam estratificados, com uma camada superficial quente (epilímnio) separada de uma camada profunda fria (hipolímnio) por uma termoclina bem definida. Na primavera e no outono, o perfil de temperatura se torna mais uniforme, permitindo uma mistura vertical.

9. As variações irregulares e imprevisíveis do clima, como os eventos El Niño–Oscilação Sul, podem causar grandes mudanças na temperatura e precipitação e interromper comunidades biológicas numa escala global.

10. A topografia e a geologia se sobrepõem a uma variação local nas condições ambientais em padrões climáticos mais gerais. As montanhas interceptam a chuva, criando sombras de chuva variadas nos seus lados de sotavento. Em latitudes altas, as encostas voltadas para o norte e para o sul recebem diferentes quantidades de luz solar. Como a temperatura diminui cerca de 6°C para cada 1.000 m de elevação, as condições em locais elevados se assemelham às condições em latitudes elevadas.

11. As características do solo refletem as influências do material parental do qual se forma bem como o clima e a vegetação. A intemperização da rocha matriz resulta na decomposição de alguns de seus minerais e sua incorporação nas partículas de argila, que se mistura aos detritos orgânicos, penetrando no solo a partir da superfície. Esses processos normalmente resultam em horizontes de solo distintos.

12. As partículas do solo têm cargas negativas em suas superfícies, que retêm cátions. A capacidade de troca catiônica de um solo determina a sua fertilidade.

13. Em solos ácidos (podzolizados) de regiões frias e úmidas da zona temperada e em solos tropicais profundamente intemperizados (lateríticos), as partículas de argila se decompõem e a fertilidade do solo é muito reduzida.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que a entrada de energia solar é maior próximo do equador do que nos polos?

2. Explique os fatores que dirigem o movimento do ar nas células de Hadley, nas células de Ferrel e em células polares.

3. Dado que a posição do equador solar se move durante o ano, o que sua posição variante sugere acerca da localização da Convergência Intertropical ao longo do ano?

4. Baseado no nosso conhecimento do cinturão de transporte oceânico, como poderia o derretimento do gelo no Oceano Ártico afetar o clima da Europa?

5. Que processos causam a troca de primavera e de outono em lagos na zona temperada?

6. Se as zonas de ressurgência são importantes para a produção de pesca marinha, o que você preveria acerca do efeito do evento El Niño sobre as populações de peixes ao largo da Costa do Peru?

7. Por que muitas cadeias de montanha têm alta precipitação de um lado e baixa do outro?

8. Por que você deveria esperar encontrar plantas semelhantes vivendo em montanhas em baixas latitudes e em terras baixas em altas latitudes?

9. Compare e confronte os processos de intemperização do solo de podzolização e laterização.

LEITURAS SUGERIDAS

Barber, R. T., and F. P. Chavez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science* 222:1203–1210.

Buchdahl, J. 1999. *ARIC Global Climate Change Student Guide.* Atmosphere, Climate & Environment Information Programme, Manchester Metropolitan University. http://www.ace.mmu.ac.uk/resources/gcc/contents.html.

Cairns, S. C., and G. C. Grigg. 1993. Population dynamics of red kangaroos (*Macropus rufus*) in relation to rainfall in the South Australian pastoral zone. *Journal of Applied Ecology* 30:444–458.

Cane, M. A., G. Eshel, and R. W. Buckland. 1994. Forecasting Zimbabwean maize yield using eastern equatorial Pacific sea surface temperature. *Nature* 370:204–205.

Graedel, T. E., and P. J. Crutzen. 1995. *Atmosphere, Climate, and Change.* Scientific American Library, New York.

Hays, J. D., J. Imbrie, and N. J. Shackleton. 1976. Variations in the earth's orbit: pacemaker of the Ice Ages. *Science* 194:1121–1132.

Inouye, D. W., et al. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:1630–1633.

Jenny, H. 1980. *The Soil Resource: Origin and Behavior.* Springer-Verlag, New York.

McManus, J. F., D. W. Oppo, and J. L. Cullen. 1999. A 0.5-million-year record of millennial-scale climate variability in the North Atlantic. *Science* 283:971–975.

Muller, R. A., and G. J. MacDonald. 1997. Glacial cycles and astronomical forcing. *Science* 277:215–218.

Philander, G. 1989. El Niño and La Niña. *American Scientist* 77:451–459.

Rasmussen, E. M. 1985. El Niño and variations in climate. *American Scientist* 73:168–177.

Shelford, V. E. 1963. *The Ecology of North America.* University of Illinois Press, Urbana.

Sherman, K., L. M. Alexander, and B. D. Gold (eds.). 1990. *Large Marine Ecosystems: Patterns, Processes, and Yields.* American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C.

Suplee, C. 1999. El Niño, La Niña. *National Geographic* 195(3):73–95.

Verburg, P., R. E. Hecky, and H. Kling. 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science* 301:505–507.

Willis, K. J., et al. 1997. Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal perspective from Hungary. *Ecology* 78(3):740–750.

Wunsch, C. 2004. Quantitative estimate of the Milankovitch-forced contribution to observed Quaternary climate change. *Quaternary Science Reviews* 23:1001–1012.

Wurtsbaugh, W. A. 1992. Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA). *Oecologia* 89:168–175.

CAPÍTULO 5

O Conceito de Biomas na Ecologia

Imagine que você está num safári no leste da África, na Savana, e uma das pessoas de seu grupo grita, "Olhem lá, um cacto!" Com seu treinamento em botânica, você sabe imediatamente que isso não é possível, porque a família dos cactos (Cactaceae) está restrita ao Hemisfério Ocidental. Contudo, a planta se parece exatamente com os cactos que se veem em ambientes semelhantes no México (Fig. 5.1). Uma inspeção mais próxima das flores mostra que a planta é semelhante aos cactos, um membro da família das euforbiáceas (Euphorbiaceae).

Seu colega foi enganado por um fenômeno comum na biologia, a convergência. A **convergência** é o processo pelo qual organismos não relacionados desenvolvem uma semelhança um com o outro em respostas a condições ambientais semelhantes. Os galhos sem folhas, espessos e carnosos de cactos e euforbiáceas assemelhadas evoluíram a partir de adaptações para reduzir sua perda de água em ambientes semiáridos. As duas plantas se parecem porque elas evoluíram sob as mesmas condições, embora descendam de ancestrais não aparentados e de aparência diversa. A seleção natural e a evolução se esquecem da ancestralidade de um determinado organismo conquanto ele seja capaz de uma resposta adaptativa a uma condição específica do ambiente.

A convergência explica por que reconhecemos uma associação entre as formas de organismos e seus ambientes particulares em qualquer parte do mundo. As árvores da Floresta Pluvial Tropical têm a mesma aparência genérica, não importa onde foram descobertas ou a qual linhagem evolutiva pertencem. O mesmo pode ser dito dos arbustos que habitam sazonalmente ambientes secos, que produzem folhas pequenas e decíduas, e frequentemente armam seus caules com espinhos para dissuadir os herbívoros. As árvores do podocarpo (Podocarpaceae), que crescem em florestas temperadas da Nova Zelândia, assemelham-se às árvores de folhas largas do Hemisfério Norte, mesmo sendo gimnospermas, parentes mais próximos dos pinheiros e abetos do que dos carvalhos e bordos.

(a) (b)

FIG. 5.1 Organismos não aparentados podem desenvolver estruturas semelhantes em resposta a condições ambientais comuns. (a) Um cacto arboriforme próximo a Oaxaca, México, e (b) uma árvore euforbiácea do leste africano convergiram em resposta ao clima seco. Fotos de R. E. Ricklefs.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O clima é o grande determinante das formas de crescimento e da distribuição das plantas
- O clima define as fronteiras dos biomas terrestres
- Os diagramas climáticos de Walter distinguem os grandes biomas terrestres
- As zonas de clima temperado têm temperaturas médias anuais entre 5°C e 20°C
- As zonas de clima polar e boreal têm temperaturas médias abaixo de 5°C
- As zonas de clima nas latitudes tropicais têm temperaturas médias acima de 20°C
- O conceito de bioma deve ser modificado para os sistemas de água doce
- Os sistemas aquáticos marinhos são classificados principalmente pela profundidade da água

O clima, a topografia e o solo — e as influências análogas nos ambientes aquáticos — determinam o caráter de mudança da vida animal e vegetal, assim como o funcionamento dos ecossistemas sobre a superfície da Terra. Embora não haja lugares que hospedem exatamente o mesmo conjunto de espécies, podemos agrupar as comunidades biológicas e os ecossistemas em categorias, baseado no clima e na forma de vegetação dominante, o que dá a eles seu caráter geral. Estas categorias são denominadas de **biomas**. Os ecossistemas que pertencem ao mesmo tipo de bioma em diferentes partes do mundo desenvolvem uma estrutura de vegetação e funcionamento semelhantes aos dos ecossistemas, incluindo produtividade e taxas de ciclagem de nutriente, sob condições ambientais semelhantes. Assim, os biomas proporcionam pontos de referência convenientes para comparar os processos ecológicos numa escala global. Os ecossistemas do bioma bosque/arbusto, característico dos climas mediterrâneos (invernos frios e úmidos e verões quentes e secos), por exemplo, têm aparência e funcionamento semelhantes, não importa se estejam no sul da Califórnia, no sul da França, no Chile, no sul da África ou na Austrália.

Os biomas terrestres importantes dos Estados Unidos e Canadá são a Tundra, a Floresta Boreal, a Floresta Sazonal Temperada, a Floresta Pluvial Temperada, os Arbustos, os Campos e os Desertos Subtropicais. Como seria de esperar, a distribuição geográfica destes biomas têm alta correlação com as grandes zonas climáticas da América do Norte. Ao sul do México e na América Central, a Floresta Pluvial Tropical, a Floresta Decídua Tropical e a Savana Tropical são biomas importantes. Embora cada bioma seja facilmente reconhecível por seu tipo de vegetação, é importante perceber que sistemas diferentes de classificação fazem distinções às vezes mais gerais ou específicas, e que as características de um bioma normalmente se misturam àquelas do bioma vizinho. O conceito de bioma, contudo, é uma ferramenta muito útil que capacita os ecólogos de todo o mundo a trabalharem juntos em direção a uma compreensão da estrutura e funcionamento dos grandes sistemas ecológicos.

O fato de os biomas poderem ser distinguidos em geral reflete a simples realidade de que nenhuma planta pode resistir a todas as condições que ocorrem na superfície da Terra. Se as plantas tivessem uma tolerância tão ampla, a Terra seria coberta por um único bioma. Ao contrário, as árvores, por exemplo, não podem crescer sob as condições secas que os arbustos e gramíneas conseguem tolerar, simplesmente porque a estrutura física, ou **forma de crescimento**, das árvores cria uma alta demanda por

água. O bioma de campo existe porque as gramíneas e outras herbáceas (chamadas *forbs*[1]) podem sobreviver aos invernos frios típicos das grandes planícies dos Estados Unidos, das estepes da Rússia e dos pampas da Argentina.

Esta combinação de forma de crescimento e ambiente nos permite compreender as distribuições globais dos tipos de vegetação e as extensões dos biomas. Se terminasse aqui, contudo, o estudo da ecologia poderia simplesmente se concentrar nas relações dos organismos com os seus ambientes físicos, e tudo o mais na ecologia se originaria deste aspecto. Contudo, devemos nos lembrar de que a vida não é tão simples. Além das condições físicas, dois outros tipos de fatores influenciam as distribuições das espécies e as formas de crescimento. O primeiro destes são as miríades de interações entre as espécies — tais como a competição, a predação e o mutualismo — que determinam se uma espécie ou forma de crescimento pode persistir em determinado lugar. Por exemplo, as gramíneas podem crescer perfeitamente no leste da América do Norte, como vemos ao longo das rodovias e em campos abandonados, mas as árvores predominam naquele ambiente e, na ausência de perturbação, excluem as gramíneas, que não podem crescer e se reproduzir sob aquelas sombras profundas.

O segundo fator é aquele da sorte e da história. Os biomas atuais desenvolveram-se por longos períodos, durante os quais as distribuições de massa de terra, bacias oceânicas e zonas climáticas mudaram continuamente. A maioria das espécies falhou em ocupar muitos ambientes adequados, simplesmente porque não foram capazes de se dispersarem para todas as partes da Terra. Este fato é amplamente ilustrado pela introdução bem-sucedida por humanos de espécies como o estorninho-comum-europeu (*Sturnus vulgaris*) e os pinheiros-de-monterey (*Pinus radiata*) em partes do mundo que têm condições ambientais adequadas, mas que estavam muito longe das distribuições naturais daquelas espécies.

Além disso, a evolução ocorreu por linhas independentes em diferentes partes do mundo, levando em alguns casos a biomas únicos. A Austrália foi isolada dos outros continentes há cerca de 40 a 50 milhões de anos, o que é responsável tanto por sua fauna e flora incomuns, quanto pela ausência de muitos tipos de plantas e animais familiares aos estrangeiros. Devido à sua história única, as áreas da Austrália com um clima que sustentaria arbustos ou savana de carvalho na Califórnia são revestidas ao invés disso com bosques de altos eucaliptos. As similaridades entre o chaparral — como os arbustos são chamados na Califórnia — e os bosques de eucalipto incluem a seca e a resistência ao fogo, mas a forma de crescimento vegetal predominante difere, principalmente por causa dos acidentes históricos. Consideraremos estes fatores biológicos e históricos mais adiante neste livro. Como veremos neste capítulo, o ambiente físico em última instância define a característica de distribuição dos grandes biomas.

O clima é o grande determinante das formas de crescimento e da distribuição das plantas

Podemos classificar os ecossistemas em biomas porque o clima, junto com outras influências, determina as formas de crescimento vegetal mais adequadas a uma área e porque as plantas com formas específicas de crescimento são restritas a determinados climas. Estes princípios estabelecem a relação íntima entre o clima e a vegetação. Tenha em mente, contudo, que há outras semelhanças menos onipresentes entre áreas do mesmo tipo de biomas, incluindo a produtividade biológica, a regeneração de nutrientes nos solos e as estruturas das comunidades animais.

Não se pode compreender as adaptações de um organismo independentemente do ambiente no qual vive. As condições físicas diferentes caracterizam cada bioma, e seus habitantes estão adaptados a viver sob estas condições. As folhas das árvores de florestas decíduas que crescem em biomas de florestas sazonais temperadas são tipicamente largas e finas, proporcionando uma grande área de superfície para absorção de luz, mas com pouca proteção à dessecação ou congelamento. Por outro lado, as folhas de muitas espécies de deserto são pequenas e finamente divididas para dissipar calor (veja a Fig. 3.8), e algumas espécies de deserto não têm nem mesmo folhas.

Por causa destas adaptações, a vegetação dos biomas de floresta sazonal temperada e deserto subtropical diferem dramaticamente. Estas diferenças se estendem desde o espaçamento entre as plantas até as suas formas. Em florestas temperadas, as árvores formam dosséis fechados, e toda a superfície do solo está sombreada. Em ambientes mais secos, incluindo os desertos, os bosques e as savanas, as árvores e os arbustos são mais espaçados, proporcionando uma competição entre seus sistemas radiculares pela água limitada, e este espaçamento permite às gramíneas resistentes à seca crescer nos intervalos entre as árvores. Nos desertos mais extremos, boa parte da superfície do solo é nua, porque a escassez de água não consegue sustentar uma expansão ininterrupta de vegetação.

Dado que os organismos são adaptados às condições físicas de seus biomas, não é surpresa que as abrangências de muitas espécies sejam limitadas por aquelas mesmas condições físicas. Em ambientes terrestres, a temperatura e a umidade são as variáveis mais importantes, particularmente para as plantas. As distribuições das diversas espécies de bordos no leste da América do Norte mostra como esses fatores operam. O bordo-de-açúcar (*Acer saccharum*), uma árvore de floresta comum no nordeste dos Estados Unidos e no sul do Canadá, fica limitada pelas temperaturas frias do inverno ao norte, pelas temperaturas quentes do verão ao sul e pela seca do verão a oeste. Assim, o bordo-de-açúcar fica confinado aproximadamente à porção norte do bioma de floresta sazonal temperada na América do Norte (Fig. 5.2). As tentativas em cultivar o bordo-de-açúcar fora da sua abrangência normal falham porque estas árvores não conseguem tolerar temperaturas mensais médias de verão acima de 24°C, ou as de inverno abaixo de –18°C. O limite a oeste do bordo-de-açúcar, determinado pela seca, coincide com o limite oeste da floresta no leste da América do Norte. Como a temperatura e a precipitação interagem para controlar a disponibilidade de umidade, o bordo-de-açúcar requer uma precipitação anual menor na fronteira norte de sua abrangência (cerca de 500 mm) do que na fronteira sul (cerca de 1.000 mm). A leste, a abrangência do bordo-de-açúcar é interrompida repentinamente pelo Oceano Atlântico.

As distribuições do bordo-de-açúcar e outras espécies de bordo do porte de uma árvore — o preto, o vermelho e o prateado — refletem as diferenças nas abrangências das condições nas quais cada espécie pode sobreviver (Fig. 5.3). Onde suas abrangências geográficas se sobrepõem, os bordos apresentam preferências distintas, por serem condições ambientais locais criadas pelas diferenças no solo e na topografia. O bordo-preto (*A. nigrum*) frequentemente ocorre nas mesmas áreas de seu parente próximo, o bordo-de-açúcar, mas normalmente em solos mais

[1]N.T.: *Forbs* — plantas herbáceas à parte de gramíneas. Plantas herbáceas com flores.

secos e mais bem drenados, com alto conteúdo de cálcio (e portanto menos ácido). O bordo-prateado (*A. saccharinum*) ocorre amplamente no leste dos Estados Unidos, mais especialmente em solos úmidos e bem drenados de Ohio e na bacia do rio Mississippi. O bordo-vermelho (*A. rubrum*) cresce melhor tanto sob condições úmidas e pantanosas quanto em solos secos e pobremente desenvolvidos — isto é, sob condições extremas que limitam o crescimento de outras espécies. Entretanto, todas essas árvores têm uma forma de crescimento semelhante e naturalmente ocorrem no — e parcialmente o definem — bioma de Floresta Sazonal Temperada.

FIG. 5.2 A distribuição de espécies está limitada pelas condições físicas do ambiente. A área em vermelho mostra a abrangência do bordo-de-açúcar no leste da América do Norte. Segundo H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C. (1965).

O clima define as fronteiras dos biomas terrestres

Um dos sistemas de classificação climática mais amplamente adotado é o sistema **zona climática**, desenvolvido pelo ecólogo alemão Heinrich Walter. Este sistema, com nove grandes divisões, é baseado no ciclo anual da temperatura e precipitação. Os importantes atributos do clima e as características de vegetação em cada uma destas zonas estão mostrados na Fig. 5.4. Os valores de temperatura e precipitação usados para definir as zonas climáticas correspondem às condições de estresse de umidade e frio que são fatores determinantes das formas de vegetação especialmente importantes. Por exemplo, nas latitudes tropicais, a zona climática tropical se distingue da zona climática equatorial pela falta de água durante uma estação seca pronunciada. A zona climática subtropical, que ocorre em latitudes um tanto mais altas, está sempre sem água. Os tipos de vegetação típicas nestas três zonas climáticas são as florestas pluviais perenes (equatorial), as florestas sazonais ou savanas (tropicais), e os arbustos de deserto (subtropical), respectivamente. Examinaremos as zonas climáticas de Walter com mais detalhe abaixo.

Existem muitos esquemas de classificação de biomas. O de Walter é baseado primeiro no clima, com fronteiras entre as zonas climáticas definidas de modo a combinar com as mudanças entre os grandes tipos de vegetação. O ecólogo Robert H. Whittaker, da Universidade de Cornell, definiu os biomas primeiramente pelo seu tipo de vegetação e então procurou identificar um diagrama climático simples no qual ele plotou as fronteiras aproximadas de seus biomas em relação à temperatura e precipitação médias (Fig. 5.5). O resultado é semelhante ao esquema de Walter, como seria esperado, e seus nove tipos de biomas se equivalem diretamente. Quando plotados no diagrama de Whit-

FIG. 5.3 Espécies aparentadas podem diferir em suas tolerâncias ecológicas. As áreas em vermelho mostram a abrangência do bordo-preto, vermelho e prateado no leste da América do Norte. A abrangência do bordo-de-açúcar está realçada em cada mapa para mostrar as áreas de sobreposição. Segundo H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C. (1965).

Nome do bioma	Zona climática			Vegetação
Floresta Pluvial Tropical	I	Equatorial:	Sempre úmido e assazonal na temperatura	Floresta tropical úmida perene
Floresta Sazonal Tropical/ Savana	II	Tropical:	Estação chuvosa de verão e estação seca de "inverno"	Floresta sazonal, arbustos ou savana
Deserto Subtropical	III	Subtropical	(desertos quentes): altamente sazonal, clima árido	Vegetação desértica com grande superfície exposta
Bosque/Arbusto	IV	Mediterrâneo:	Estação chuvosa de inverno e verão seco	Xerófila (adaptada à seca), arbustos sensíveis ao congelamento e bosques
Floresta Pluvial Temperada	V	Temperado quente:	Ocasionalmente gelado, frequentemente com máxima de precipitação no verão	Floresta temperada perene, um pouco sensível ao gelo
Floresta Sazonal Temperada	VI	Nemoral:	Clima moderado com congelamento no inverno	Resistente ao gelo, decídua, floresta temperada
Campo Temperado/Deserto	VII	Continental	(desertos frios): Árido, com verões mornos ou quentes e invernos frios	Campos e desertos temperados
Floresta Boreal	VIII	Boreal:	Temperado frio, com verões frios e invernos longos	Floresta de folhas aciculadas, perenes, duras e resistentes ao gelo (taiga)
Tundra	IX	Polar:	Muito curto, verões frios e invernos longos e muito frios	Vegetação perene baixa, sem árvores, crescendo sobre solos permanentemente gelados

FIG. 5.4 Heinrich Walter classificou as zonas climáticas do mundo de acordo com o ciclo anual de temperatura e precipitação. Os nomes dos biomas para estas zonas sob o esquema de classificação de Whittaker estão mostrados na coluna da esquerda.

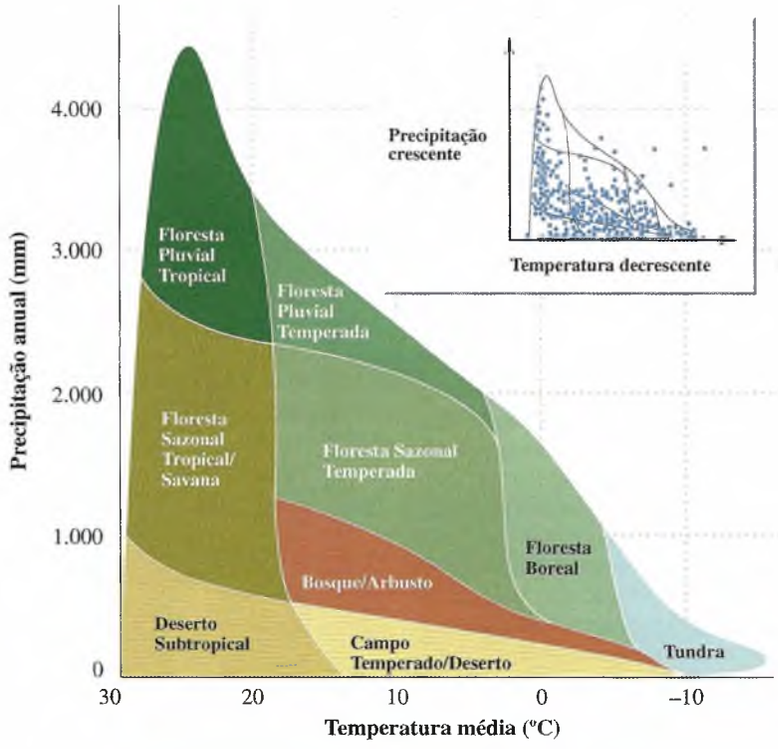


FIG. 5.5 Os biomas de Whittaker são definidos de acordo com a temperatura e precipitação médias. Whittaker plotou as fronteiras de tipos de vegetação observadas em relação à temperatura e precipitação médias. Nos climas intermediários entre os de bioma de floresta e de deserto, o fogo, o solo e a sazonalidade determinam se um campo, bosque ou arbustos vão se desenvolver. *Inserção*: Temperatura e precipitação anual médias para uma amostra de lugares uniformemente distribuídos sobre a superfície sólida do planeta. A maioria dos pontos caem numa região triangular, que inclui quase todos os intervalos de climas. Apenas os climas das altas montanhas não caem no triângulo. De R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2ª ed., Macmillan, New York (1975).

taker, a maioria dos locais na Terra caem dentro de uma área triangular, cujos três cantos representam os climas quente e úmido, quente e seco e frio e seco (as regiões frias com muita precipitação são raras, porque a água não se evapora rapidamente com baixas temperaturas e porque a atmosfera nas regiões frias contém pouca quantidade de vapor de água).

Nas latitudes tropicais e subtropicais, onde as temperaturas médias variam entre 20°C e 30°C, a vegetação varia desde a floresta pluvial, úmida ao longo de todo o ano e geralmente recebendo mais do que 2.500 mm de chuva anualmente (Zona Climática Equatorial de Walter), até o deserto, que geralmente recebe menos de 500 mm de chuva (Zona Climática Subtropical de Walter). Os climas intermediários sustentam florestas sazonais (1.500-2.500 mm de chuva), nos quais algumas ou todas as árvores perdem suas folhas durante a estação seca, ou arbustos e savanas (500-1.500 mm de chuva).

As comunidades de vegetação nas latitudes temperadas seguem o padrão das comunidades tropicais com respeito à precipitação, e enquadrando-se convenientemente em quatro tipos de vegetação: Floresta Pluvial Temperada (como no Pacífico noroeste da América do Norte), Floresta Sazonal Temperada, Bosque/Arbusto e Campo Temperado/Deserto. Em latitudes mais altas, a precipitação varia tão pouco de um local para o outro, que os tipos de vegetação são fracamente diferenciados pelo clima. Onde as temperaturas médias caem entre 0°C e −5°C, a Floresta Boreal predomina. Onde as temperaturas anuais médias ficam abaixo de −5°C, todas as comunidades vegetais podem ser resumidas em um único tipo: a Tundra.

Em direção ao extremo mais seco do espectro de precipitação dentro de cada intervalo de temperatura, o fogo representa um papel importante na formação das comunidades de plantas. A influência do fogo é maior onde a disponibilidade de umidade é média e altamente sazonal. Os desertos e as florestas úmidas raramente pegam fogo, porque os desertos dificilmente acumulam restos de plantas suficientes para sustentar um incêndio e as florestas úmidas dificilmente secam o bastante para se tornarem altamente inflamáveis. Os campos e os arbustos têm a combinação de combustível suficiente e secas sazonais para fazer do incêndio um visitante frequente. Nestes biomas, o incêndio é um fator dominante ao qual todos os membros da comunidade devem se adaptar e, de fato, para o qual muitos são especializados. Algumas espécies precisam do incêndio para germinar suas sementes e desenvolver sua prole. Em direção às fronteiras mais úmidas das savanas africanas e das pradarias norte-americanas, incêndios frequentes matam as plântulas e impedem o avanço das florestas, que poderia ser sustentado pela precipitação local se não fosse o fogo. O incêndio favorece às gramíneas perenes e foliáceas com sistemas radiculares extensos e meristemas (centros de crescimento) que podem sobreviver no subsolo (as gramas toleram a pastagem pela mesma razão). Após uma área ser queimada, as raízes das gramíneas e foliáceas lançam brotos novos e rapidamente estabelecem uma nova vegetação acima da superfície do solo. Na ausência de incêndios frequentes, as plântulas das árvores se estabeleceriam e eventualmente sombreariam a vegetação de savana de pradaria.

Como em todos os sistemas de classificação, as exceções aparecem, e as fronteiras entre os biomas são nebulosas. Além disso, nem todas as formas de crescimento das plantas correspondem ao clima do mesmo jeito; como mencionado antes, as árvores do eucalipto australiano formam florestas sob condições climáticas que sustentam somente arbustos ou campos em outros continentes. Finalmente, as comunidades vegetais refletem fatores outros que não a temperatura e a precipitação. A topografia, os solos, o fogo, as variações sazonais no clima e a herbivoria, todos deixam suas marcas. A visão geral dos grandes biomas terrestres deste capítulo enfatiza as características que os distinguem do ambiente físico e como essas características estão refletidas na forma das plantas dominantes.

MAIS NA REDE *Os Biomas e as Formas dos Animais.* Por que as definições de biomas são baseadas nas formas predominantes de vida vegetal em vez de se referirem aos seus habitantes animais?

MAIS NA REDE *Caracterizando o Clima.* As descrições integradas do clima realçam a interação da temperatura com a disponibilidade de água.

Os diagramas climáticos de Walter distinguem os grandes biomas terrestres

A temperatura e a precipitação interagem para determinar as condições e os recursos disponíveis para o crescimento das plantas. Não é surpresa, então, que as distribuições dos grandes biomas

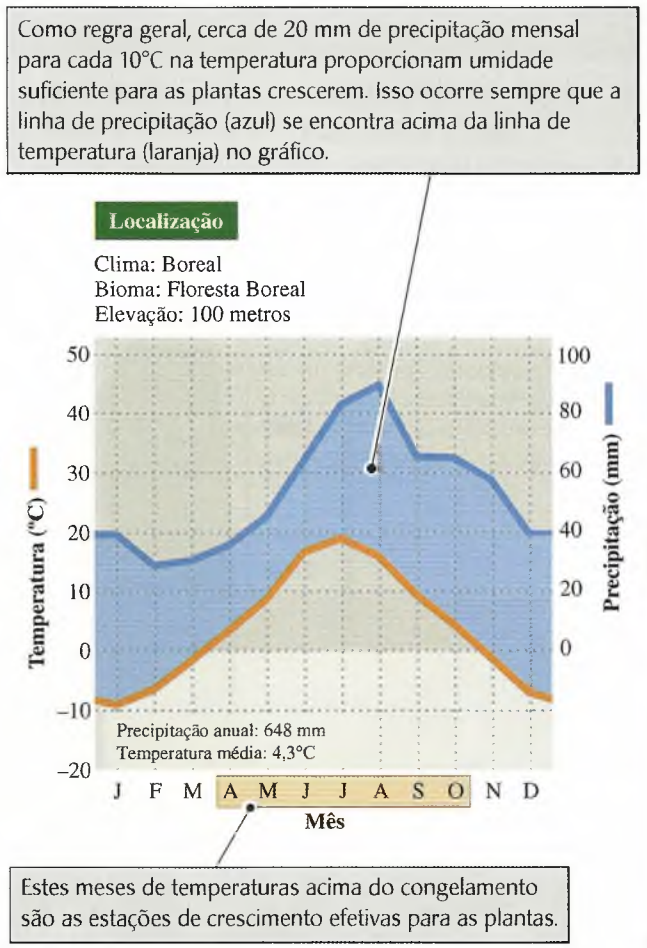


FIG. 5.6 Os diagramas climáticos de Walter permitem comparações de significado ecológico entre as localidades. Estes diagramas, como o ilustrado aqui para uma localidade hipotética em um bioma de Floresta Boreal, retratam a progressão anual da temperatura (escala da esquerda) e precipitação (escala da direita) mensais médias.

da Terra sigam padrões de temperatura e precipitação. Devido a esta relação íntima, é importante descrever o clima de um modo que reflita a disponibilidade de água, levando em consideração as mudanças de temperatura e precipitação ao longo do ano.

Heinrich Walter desenvolveu o diagrama climático que ilustra os períodos sazonais do déficit e da abundância de água, e portanto permite comparações com significado ecológico dos climas entre as localidades (Fig. 5.6). O diagrama climático de Walter retrata a temperatura e a precipitação mensais médias ao longo do curso de um ano. As escalas verticais de temperatura e precipitação estão ajustadas tal que, quando a precipitação é mais alta que a temperatura no diagrama, a água é suficiente e a produção vegetal é limitada primordialmente pela temperatura. Inversamente, quando a temperatura é mais alta que a precipitação,

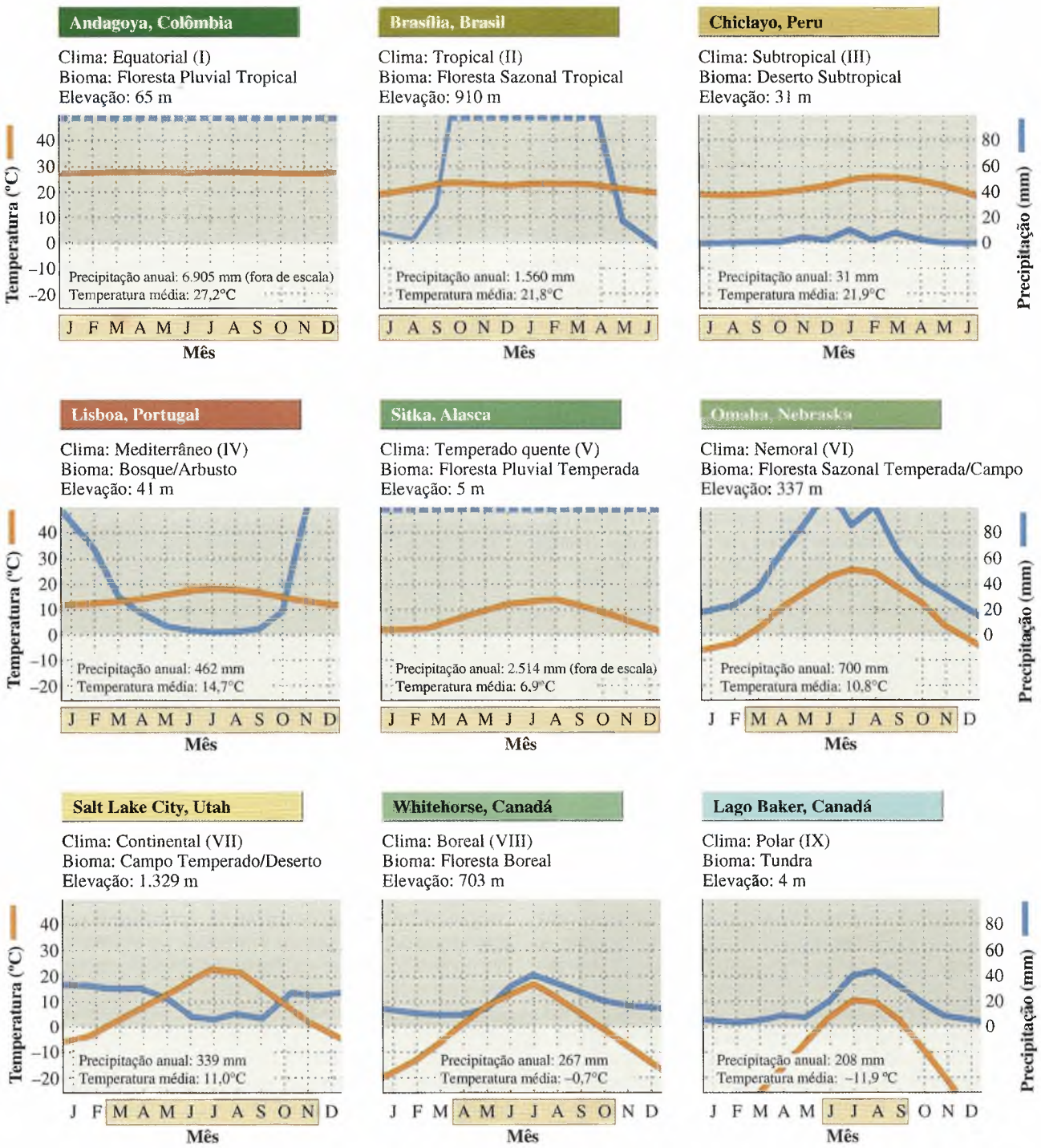


FIG. 5.7 Cada zona climática tem um padrão sazonal típico de temperatura e precipitação. Os diagramas climáticos de Walter para locais representativos em cada uma das nove grandes zonas climáticas estão mostrados. A linha azul tracejada no topo dos gráficos para as zonas climáticas I, II e V indica a precipitação mensal excedente de 100 mm ao longo do ano. De H. Walter e S.-W. Breckle, *Ecological Systems of the Geobiosphere, I, Ecological Principles in Global Perspective*, Springer-Verlag, Berlim (1985).

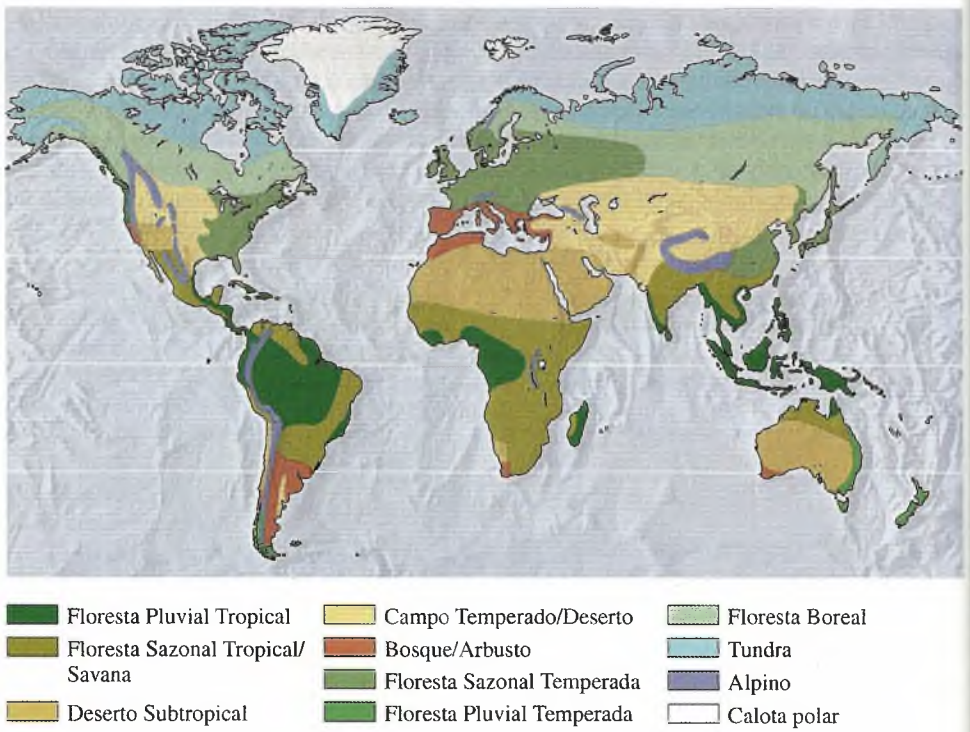


FIG. 5.8 Distribuição global dos grandes biomas.

a produção de plantas é limitada pela disponibilidade de água. As escalas de Walter equalizam 20 mm de precipitação mensal com 10°C de temperatura. Assim, como uma regra geral, numa temperatura média de 20°C, 40 mm de precipitação mensal proporcionam suficiente umidade para o crescimento das plantas. Usaremos os diagramas climáticos de Walter para comparar os biomas caracterizados abaixo.

Os diagramas climáticos para os locais de cada uma das Zonas Climáticas de Walter estão mostrados na Fig. 5.7. As distribuições sazonais dos períodos secos e úmidos diferem entre as zonas climáticas nas latitudes inferiores. Os climas equatoriais (Zona Climática I), como os de Andagoya, Colômbia, são assazonais; isto é, são quentes e úmidos o ano todo. Os climas subtropicais (III), como os de Chiclayo, Peru, são quentes e secos o ano todo. As chuvas de verão e as secas de inverno caracterizam os climas tropicais (II, Brasília, Brasil). Os climas mediterrâneos (IV, Lisboa, Portugal) experimentam chuvas de inverno e secas de verão. O clima de Sitka, Alasca (Temperado Quente, V), é úmido e ameno por todo o ano e sustenta vegetação de florestas perenes.

A sazonalidade da temperatura é um fator relevante nas zonas climáticas VI-IX, que ocorrem nas latitudes médias e altas. A precipitação é tipicamente baixa, mas como as temperaturas são baixas, a umidade geralmente não é limitante durante a curta estação de crescimento do verão. Os climas continentais (VII, Salt Lake City, Utah) são tipicamente secos por todo o ano e tornam-se quentes o suficiente no verão para desenvolver uma significativa falta de água. Tais áreas, que incluem boa parte da *Great Basin* (Grande Bacia) do oeste americano, sustentam vegetação desértica arbustiva.

As mesmas zonas climáticas podem ser reconhecidas onde ocorrem em todo o mundo. Por exemplo, os climas tropicais de Brasília (Brasil), Harare (Zimbábue) e Darwin (Austrália), todos compartilham as temperaturas quentes por todo o ano e uma precipitação típica de verão da Zona Climática II. E cada uma destas áreas sustenta vegetação de floresta decídua, mudando gradualmente para savana quando a precipitação é particularmente baixa. De fato, cada zona climática sustenta uma vegetação característica, que define o tipo de bioma e torna fácil para nós reconhecer os atributos gerais destes ecossistemas em qualquer lugar.

As zonas climáticas de Walter são um dos diversos sistemas de classificação de bioma. Embora estes sistemas se diferenciem no número de biomas reconhecidos, e alguns enfatizem as características biológicas mais do que as do ambiente físico, todos apresentam essencialmente o mesmo quadro de variação ecossistêmica na superfície da Terra. Por exemplo, o Word Wildlife Fund (WWF) reconhece quatorze biomas, em vez dos nove de Walter, adicionando (i) temperado; (ii) florestas coníferas tropicais (ambos caracterizados por climas sazonais, mas que tendem a se tornar secos e sobre solos mais pobres do que os biomas com árvores de folhas largas); (iii) campos e arbustos montanheses, incluindo as zonas de Puna e de Páramo dos altos Andes; (iv) campos e savanas sazonalmente alagados, tanto nas regiões tropicais quanto nas temperadas; e (v) alagados de manguezais, que compreendem um tipo de vegetação especializado que ocorre na zona entremaré. Seu sistema é projetado para identificar as grandes regiões ecológicas da Terra cuja conservação preservaria a maior parte da diversidade dos ecossistemas da Terra.

A distribuição mundial dos tipos de bioma organizados por qualquer sistema segue os mesmos padrões gerais de temperatura e precipitação sobre a Terra (Fig. 5.8). Consideraremos os biomas e as características ecológicas gerais de cada uma das grandes zonas climáticas de Walter na série de vinhetas que se segue. Como a maioria dos leitores deste livro vive nas latitudes temperadas,[2] este é um bom lugar para começar.

[2]N.T.: O livro é original dos EUA.

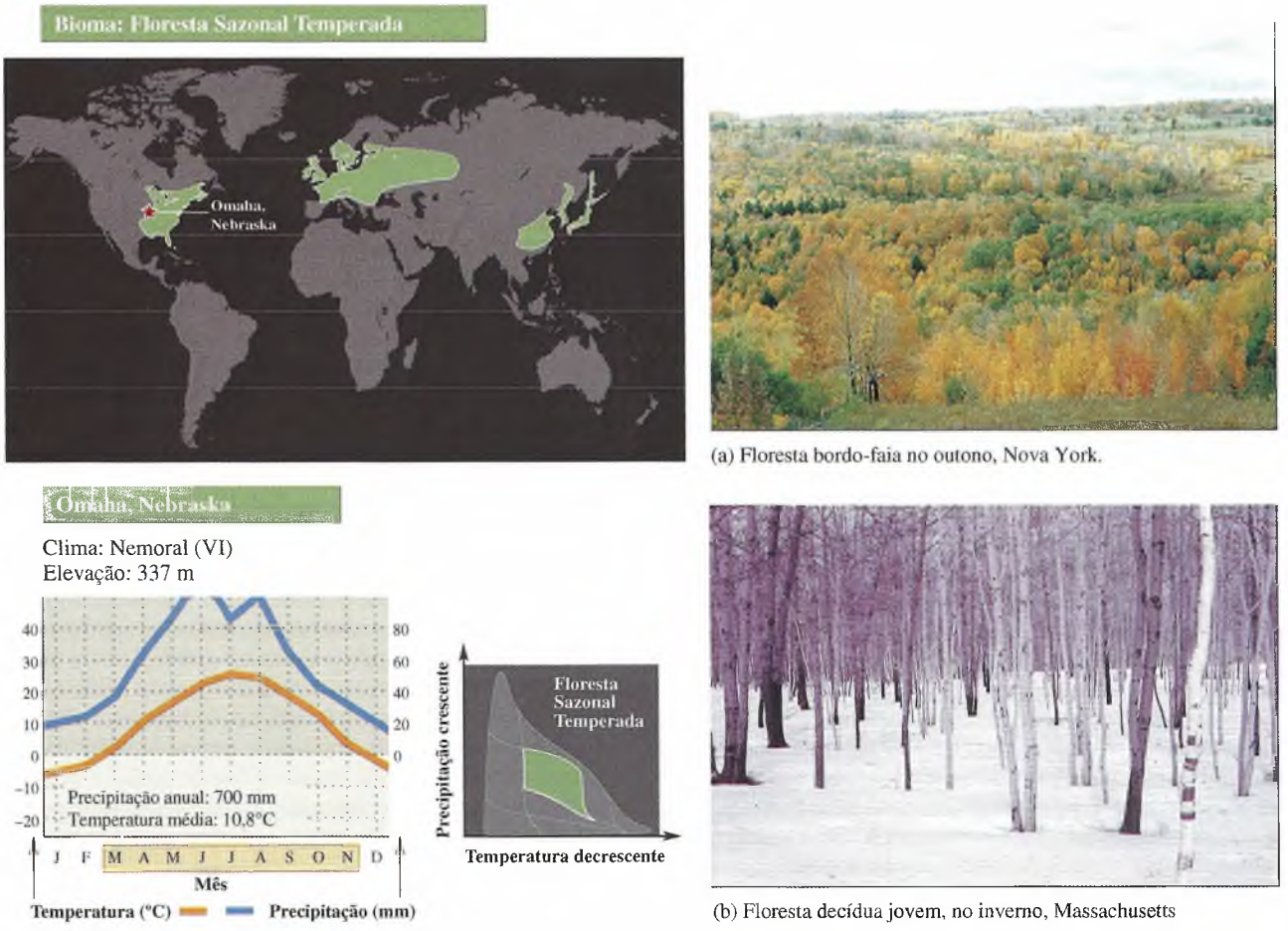
As zonas de clima temperado têm temperaturas médias anuais entre 5°C e 20°C

Os climas nas latitudes temperadas são caracterizados por temperaturas médias anuais no intervalo de 5°–20°C nas baixas altitudes. Estes climas estão distribuídos aproximadamente entre 30° N e 45° N na América do Norte e na Ásia, e entre 40° N e 60° N na Europa, que é aquecida pela Corrente do Golfo e pelos ventos de oeste. O congelamento é um fator importante por todas as latitudes temperadas, talvez mesmo definindo seu caráter geral. Naquelas latitudes, os biomas são distinguidos principalmente por quantidades totais de padrões sazonais de precipitação. O tamanho da estação sem gelo, denominada de **estação de crescimento**, e a severidade do congelamento também são importantes.

O bioma de Floresta Sazonal Temperada (zona climática VI)

Frequentemente denominada de floresta decídua, o bioma de Floresta Sazonal Temperada ocorre sob condições moderadas, com um inverno gelado. Na América do Norte, é encontrado principalmente no leste dos Estados Unidos e sudeste do Canadá; está também amplamente presente na Europa e no leste da Ásia (Fig. 5.9). Este bioma é pouco desenvolvido no Hemisfério Sul, porque a razão maior de superfície de oceano em relação à quantidade de terra modera as temperaturas de inverno e impede o congelamento. No Hemisfério Norte, o tamanho da estação de crescimento neste bioma varia de 130 dias, nas latitudes mais altas, até 180 dias nas mais baixas. A precipitação normalmente excede a evaporação e a transpiração; consequentemente, a água tende a se mover para baixo através dos solos e drenar a paisagem na forma de lençóis de água, córregos e rios. Os solos são frequentemente podzolizados, tendem a ser ligeiramente ácidos e moderadamente lixiviados, e têm cor marrom, devido à sua abundante matéria orgânica. As árvores decíduas são a forma de crescimento vegetal dominante. A vegetação frequentemente inclui uma camada de pequenas árvores e arbustos embaixo das árvores dominantes, assim como plantas herbáceas no chão da floresta. Muitas destas herbáceas completam seu crescimento e florescem no início da primavera, antes que as árvores se encham completamente de folhas.

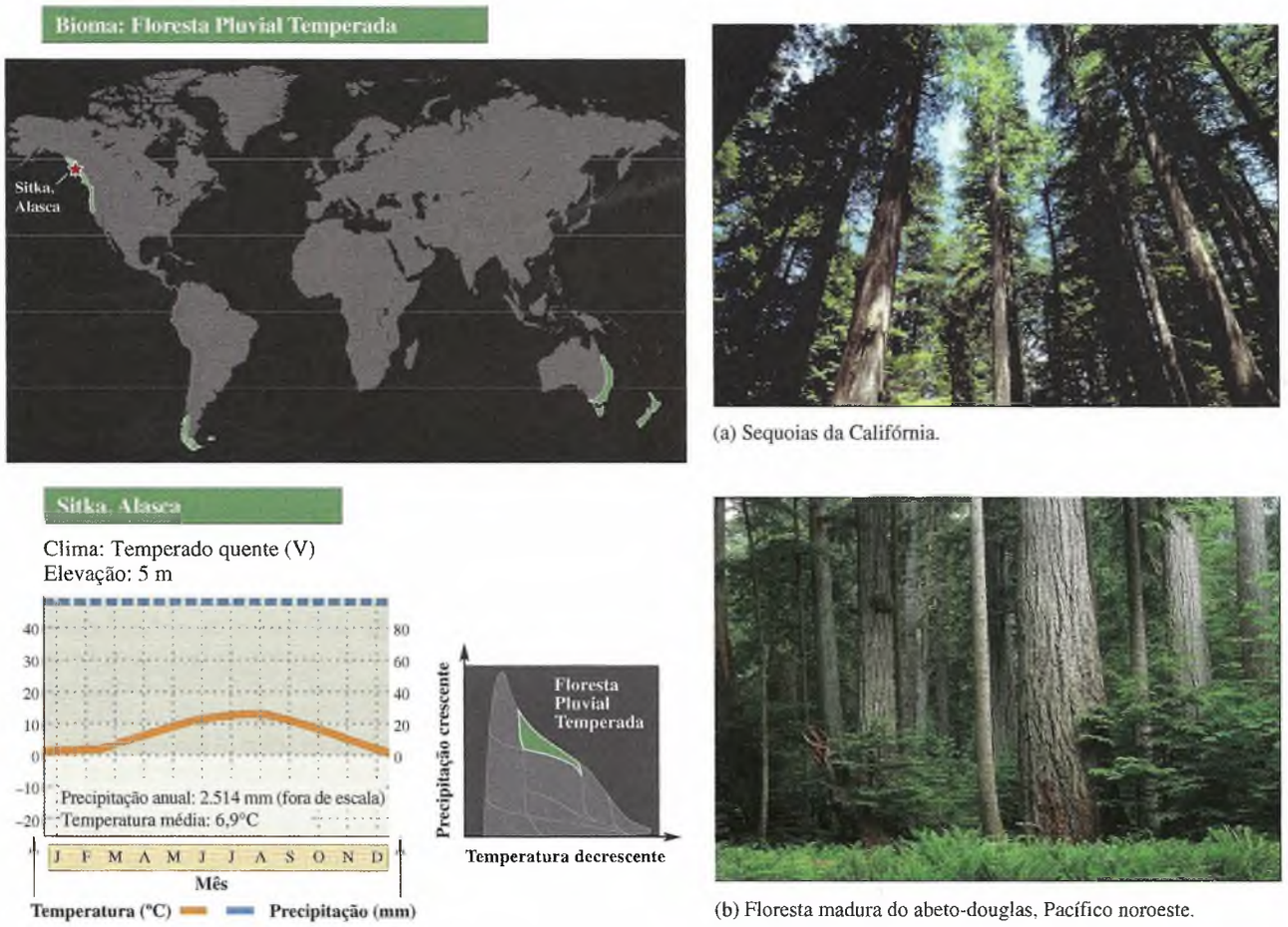
As partes mais quentes e secas do bioma de Floresta Sazonal Temperada, especialmente onde os solos são arenosos e pobres em nutrientes, tendem a desenvolver florestas aciculadas dominadas pelos pinheiros. O mais importante destes ecossistemas na América do Norte são as florestas de pinheiro das planícies costeiras do Atlântico e dos estados do Golfo dos Estados Unidos; as florestas de pinheiros também existem em maiores altitudes no oeste dos Estados Unidos. Devido ao clima quente do sudeste dos Estados Unidos, os solos lá são normalmente lateríticos e pobres em nutrientes. A baixa disponibilidade de nutrien-



(a) Floresta bordo-faia no outono, Nova York.

(b) Floresta decídua jovem, no inverno, Massachusetts

FIG. 5.9 Características principais do bioma de Floresta Sazonal Temperada. Fotografias de R. E. Ricklefs.



(a) Sequoias da Califórnia.

(b) Floresta madura do abeto-douglas, Pacífico noroeste.

FIG. 5.10 Características principais do bioma de Floresta Pluvial Temperada. Foto (a) de PhotoSphere Images/PictureQuest; foto (b) de Tom e Pat Leeson/Photo Researchers.

tes e água favorece as árvores aciculadas perenes, que resistem à dessecação e liberam nutrientes lentamente, porque mantêm suas acículas por diversos anos. Como os solos tendem a serem secos, os incêndios são frequentes, e a maioria das espécies são capazes de resistir ao fogo.

O bioma de Floresta Pluvial Temperada (zona climática V)

Nos climas de temperatura quente próximo à costa do Pacífico, no noroeste da América do Norte, sul do Chile, Nova Zelândia e Tasmânia, os invernos amenos, as chuvas pesadas de inverno e o nevoeiro do verão criam condições que sustentam florestas perenes extremamente altas (Fig. 5.10). Na América do Norte, estas florestas são dominadas ao sul pela sequoia-vermelha (*Sequoia sempervirens*) e ao norte pelo abeto-douglas (*Pseudotsuga spp.*). Estas árvores têm tipicamente uma altura de 60–70 m e podem crescer a mais de 100 m. Os ecólogos não compreendem por que estes sítios são dominados por árvores aciculadas, mas o registro fóssil mostra que estas comunidades de plantas são muitos antigas e remanescentes de florestas que eram muito mais extensas durante a era Mesozoica, há 70 milhões de anos. Ao contrário das florestas pluviais nos trópicos, as florestas pluviais temperadas tipicamente sustentam poucas espécies.

O bioma de Campo Temperado/Deserto (zona climática VII)

Na América do Norte, os campos se desenvolvem nas zonas climáticas continentais, onde a precipitação varia entre 300 e 850 mm por ano, e os invernos são frios (Fig. 5.11). A estação de crescimento aumenta, do norte para o sul, de cerca de 120 para 300 dias. Estes campos são frequentemente chamados de **pradarias**. Extensos campos também são encontrados na Ásia central, onde são chamados de **estepes**. A precipitação é rara, tanto que os detritos orgânicos não se decompõem rapidamente, e os solos são ricos em matéria orgânica. Devido à sua baixa acidez, os solos de pradaria, que pertencem ao grupo dos molissolos, não são muito lixiviados e tendem a ser ricos em nutrientes. A vegetação é dominada por gramíneas, que crescem a alturas de 2 m das partes mais úmidas destes campos e a menos de 0,2 m nas regiões mais áridas. As forbiáceas são também abundantes. O fogo é uma influência dominante nestes campos, particularmente onde o *habitat* seca durante o fim do verão. A maioria das espécies de campo tem caules subterrâneos resistentes ao fogo, ou **rizomas**, dos quais os brotos reemergem, ou tem sementes resistentes ao fogo.

Onde a precipitação varia entre 250 e 500 mm por ano, e os invernos são frios e os verões quentes, os campos se transformam gradualmente em desertos. O bioma de Deserto Temperado co-

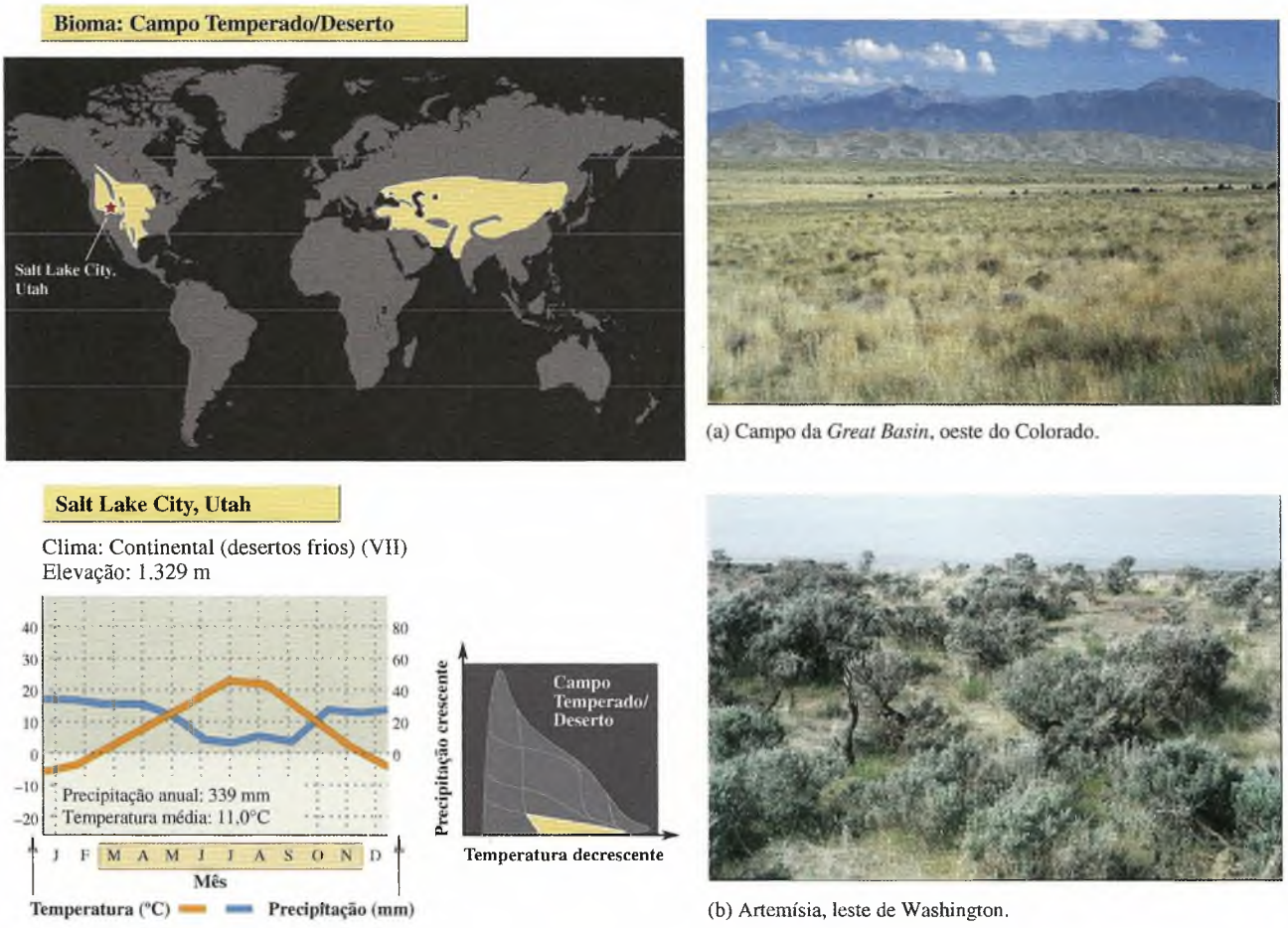


FIG. 5.11 Características principais do bioma de Campo Temperado/Deserto. Fotografias de R. E. Ricklefs.

bre a maior parte da *Great Basin* (Grande Bacia) do oeste americano. Na parte norte da região, a artemísia (*Artemisia*) é a planta dominante, enquanto ao sul e em solos um pouco mais úmidos, o junípero e árvores de pinha amplamente espaçadas predominam, formando campos abertos com menos de 10 m de estatura com coberturas esparsas de gramíneas. Nestes desertos temperados, a evaporação e a transpiração excedem a precipitação durante a maior parte do ano, e assim os solos são secos e pouca água percola através deles para formar córregos e rios. O carbonato de cálcio lixiviado das camadas superficiais do solo tende a se acumular nas profundidades até onde a água normalmente penetra. Os incêndios são raros nos desertos temperados, porque o *habitat* produz pouco combustível. Contudo, devido à baixa produtividade da comunidade vegetal, a pastagem pode exercer uma forte pressão sobre a vegetação e até mesmo favorecer a persistência de arbustos, que não são um bom alimento. De fato, muitos campos secos no oeste americano e em outras partes do mundo foram convertidos em desertos pela sobrepastagem.

O bioma de Bosque/Arbusto (zona climática IV)

A zona climática mediterrânea encontra-se a 30°–40° a norte e sul do equador — e um pouco nas latitudes mais altas da Europa — nos lados ocidentais das massas de terra continentais, onde os córregos frios dos oceanos e os ventos soprando dos continentes dominam o clima. Os climas mediterrâneos são encontrados no sul da Europa e no sul da Califórnia no Hemisfério Norte e no Chile central, região do Cabo da África do Sul e sudoeste da Austrália no Hemisfério Sul. Os climas mediterrâneos são caracterizados por temperaturas de inverno amenas, chuva de inverno e secas de verão. Sustentam uma vegetação arbustiva, perene, espessa de 1–3 m de altura, com raízes profundas e folhagem resistente à seca (Fig. 5.12). As folhas pequenas e resistentes das plantas típicas do clima mediterrâneo receberam o rótulo de vegetação **esclerófila** ("folha dura"). Os incêndios são frequentes no bioma de Bosque/Arbusto, e a maioria das plantas ou tem sementes resistentes ao fogo ou coroas de raízes que rebrotam logo após o incêndio.

O bioma de Deserto Subtropical (zona climática III)

O que as pessoas chamam de "deserto" varia muito. Muitas pessoas se referem às áreas secas da *Great Basin* e da Ásia central como desertos — o Deserto de Gobi é um nome familiar para a maioria de nós. Os climas destes "desertos" situam-se na zona de clima continental de Walter, caracterizada por baixa precipitação e invernos frios. Estas áreas são denominadas de desertos frios. Por outro lado, os desertos subtropicais (Fig. 5.13), fre-

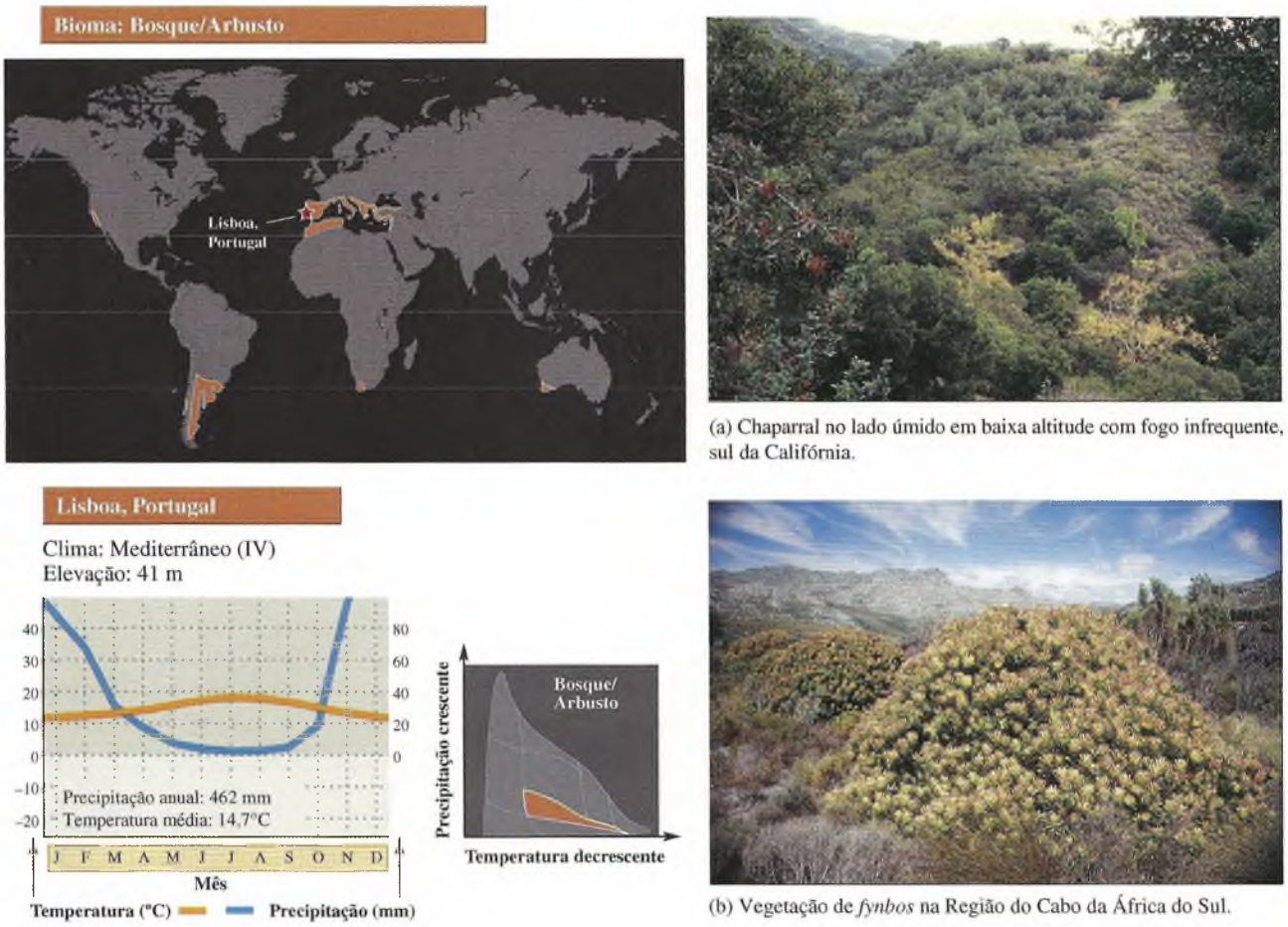


FIG. 5.12 Características principais do bioma de Bosque/Arbusto. Fotografia (a) de Earl Scott/Photo Researchers; fotografia (b) de Fletcher & Baylis/ Photo Researchers.

quentemente chamados de desertos quentes, desenvolvem-se em latitudes 20°–30° a norte e sul do equador, nas áreas com uma alta pressão atmosférica associada com correntes de ar descendentes das células de Hadley (Capítulo 4). Os desertos subtropicais têm uma precipitação muito esparsa (menos do que 250 mm), altas temperaturas e geralmente longas estações de crescimento. Devido à baixa precipitação, os solos dos desertos subtropicais (aridossolos) são rasos, virtualmente destituídos de matéria orgânica e neutros no pH. As camadas duras, o *pan*, impermeáveis, de carbonato de cálcio, comumente se desenvolvem nos limites da penetração da água — em profundidades de 1 m ou menos. Enquanto a artemísia domina os desertos frios da *Great Basin*, o arbusto creosoto (*Larrea tridentata*) assume seu lugar nos desertos subtropicais das Américas. Os locais mais úmidos deste bioma sustentam uma profusão de suculentos cactos, arbustos e pequenas árvores, tais como a *Prosopis* e o palo verde (*Cercidium microphyllum*). A maioria dos desertos subtropicais recebem chuvas de verão. Logo após uma destas, muitas plantas herbáceas brotam de sementes dormentes e crescem rapidamente antes que os solos se sequem de novo. Muitas das plantas nos desertos subtropicais não são tolerantes ao congelamento. A diversidade de espécies é normalmente muito mais alta do que nas terras áridas temperadas.

As zonas de clima polar e boreal têm temperaturas médias abaixo de 5°C

Nas altas latitudes, as temperaturas frias predominam. A precipitação é muito esparsa, porque a água se evapora lentamente para a atmosfera em temperaturas baixas, embora os solos sejam frequentemente saturados, e a disponibilidade de água não é uma limitação importante nas zonas de clima de altas latitudes. A produtividade biológica durante as estações de crescimento do curto verão é geralmente baixa, e as baixas temperaturas reduzem a decomposição de matéria orgânica e a liberação de nutrientes no solo. Em consequência, as plantas retêm sua folhagem por muitos anos, e a vegetação tende a ser perene e altamente adaptada às frias temperaturas do inverno.

O bioma de Floresta Boreal (zona de clima VIII)

Estendendo-se numa ampla faixa centrada em cerca de 50° N da América do Norte e 60° N na Europa e na Ásia, jaz o bioma de Floresta Boreal, comumente chamado de **Taiga** (Fig. 5.14). A temperatura anual média situa-se abaixo de 5°C, e os invernos são severos. A precipitação anual geralmente varia entre 400 e 1.000 mm, e como a evaporação é lenta, os solos são

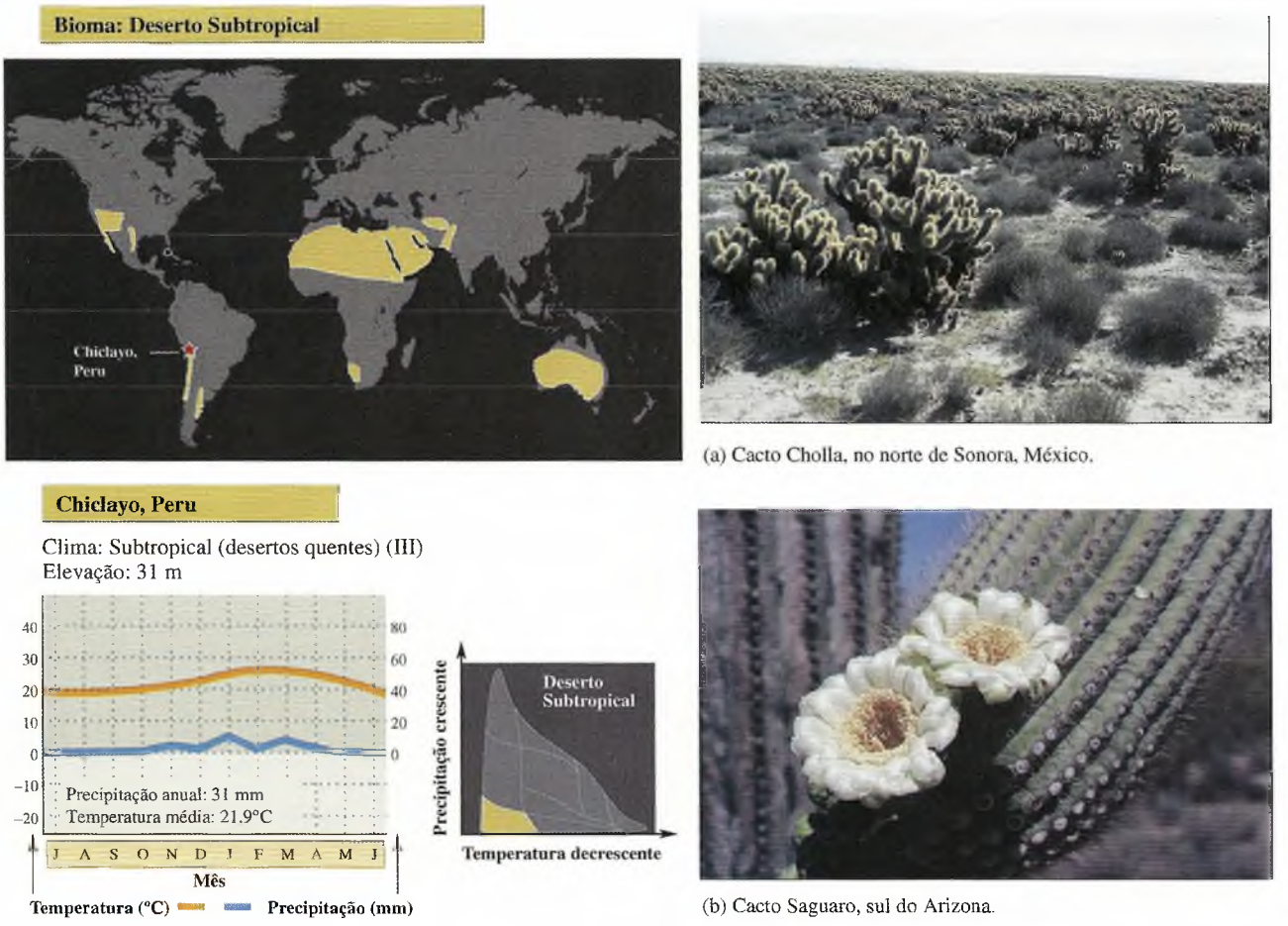


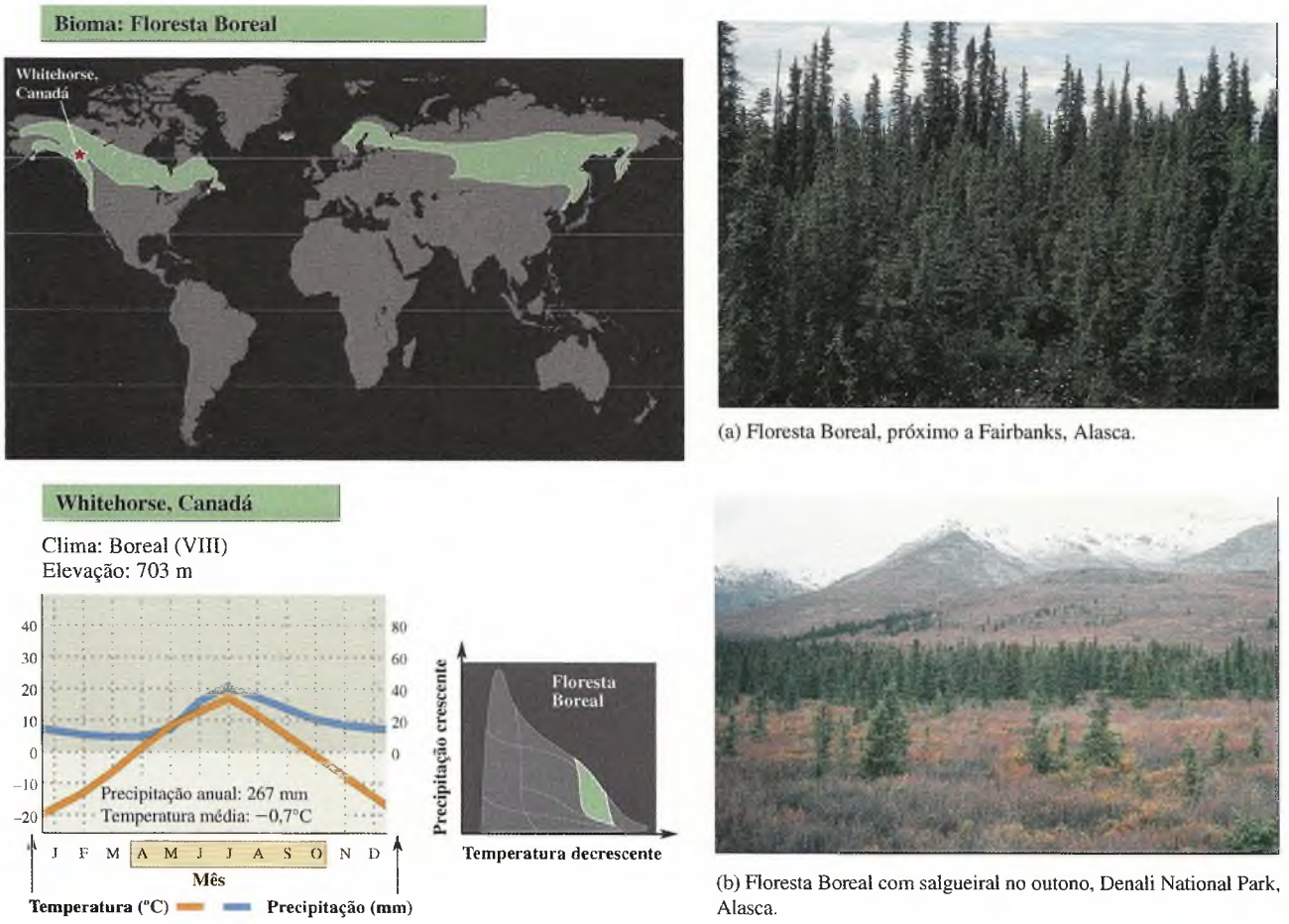
FIG. 5.13 Características principais do bioma de Deserto Subtropical. Fotografias de R. E. Ricklefs.

úmidos na maior parte da estação de crescimento. A vegetação consiste em bosques densos aparentemente infindáveis de árvores aciculadas perenes altas, de 10–20 m, a maioria abetos e pinheiros. Devido às baixas temperaturas, a serapilheira vegetal se decompõe muito lentamente e se acumula na superfície do solo, formando um dos maiores reservatórios de carbono orgânico na Terra. A serapilheira aciculada produz altos níveis de ácidos orgânicos, e por isso os solos são ácidos, fortemente podzolizados, e geralmente de baixa fertilidade. As estações de crescimento raramente duram mais do que 100 dias, e na maior parte do tempo metade disso. A vegetação é extremamente tolerante ao congelamento, considerando que as temperaturas podem atingir −60°C durante o inverno. A diversidade de espécies é muito baixa.

O bioma de Tundra (zona climática IX)

Ao norte da floresta boreal, na zona de clima polar, fica a Tundra Ártica, uma extensão sem árvores que se situa sobre um solo permanentemente gelado, ou ***permafrost*** (Fig. 5.15). Os solos atingem uma profundidade de 0,5–1,0 m durante o curto verão. A precipitação fica normalmente abaixo de 600 mm, e muitas vezes menos do que isso, mas nas áreas mais baixas, onde a drenagem é impedida pelo *permafrost*, os solos podem permanecer saturados com água pela maior parte da estação de crescimento. Os solos tendem a ser ácidos por causa de seu alto conteúdo de matéria orgânica, e contêm poucos nutrientes. Neste ambiente pobre de nutrientes, as plantas retêm sua folhagem por anos. A maioria das plantas é formada de arbustos lenhosos prostrados e anões, que crescem próximo ao solo para se protegerem no inverno sob o cobertor de neve e gelo. Qualquer coisa que se esgueire acima da superfície da neve é cortada por cristais de gelo voando. Na maior parte do ano, a Tundra é um ambiente excessivamente duro, mas durante os dias de verão de 24 horas, a corrida por atividade biológica neste ambiente testemunha a notável adaptabilidade da vida.

Nos lugares altos nas latitudes temperadas, e mesmo nos trópicos, encontra-se uma vegetação que se assemelha àquela da Tundra Ártica, até mesmo incluindo algumas das mesmas espécies, ou seus parentes mais próximos. Estas áreas de *Tundra Alpina* acima da linha das neves ocorre mais amplamente nas Montanhas Rochosas da América do Norte, nos Alpes da Europa e especialmente no platô do Tibete na Ásia central. A despeito de suas similaridades, a Tundra Ártica e a Alpina têm pontos importantes de dessemelhanças também. As áreas de Tundra Alpina geralmente têm estações de crescimento mais quentes e longas, precipitação mais alta, invernos menos severos, maior produtividade, solos mais bem drenados e diversidades de espécies mais altas do que a Tundra Ártica. Ainda sim, as condições muito duras de inverno em última instância limitam o crescimento de árvores.



(a) Floresta Boreal, próximo a Fairbanks, Alasca.

(b) Floresta Boreal com salgueiral no outono, Denali National Park, Alasca.

FIG. 5.14 Características principais do bioma de Floresta Boreal. Fotografias de R. E. Ricklefs.

As zonas de clima nas latitudes tropicais têm temperaturas médias acima de 20°C

A 20° de latitude do equador, a temperatura varia mais durante o dia do que as temperaturas médias mensais variam durante o ano. As temperaturas médias no nível do mar geralmente excedem 20°C. Os climas nas latitudes tropicais são distinguidos pelas diferenças no padrão de precipitação sazonal. Estas diferenças criam um gradiente contínuo de vegetação desde a floresta pluvial assazonal úmida, passando por floresta, arbusto, savana e deserto sazonal. O congelamento não é um fator ambiental presente nos biomas tropicais, mesmo nas altas elevações, e as plantas e animais tropicais geralmente não podem tolerar o congelamento.

O bioma de Floresta Pluvial Tropical (zona de clima I)

Os climas onde as Florestas Pluviais Tropicais se desenvolvem (zona de clima equatorial de Walter) são sempre quentes e recebem pelo menos 2.000 mm de precipitação durante o ano, e não menos do que 100 mm durante um único mês. Estas condições prevalecem em três importantes regiões nos trópicos (Fig. 5.16). Primeiro, as bacias do Orinoco e do Amazonas na América do Sul, junto com outras áreas na América Central e a Mata Atlântica do Brasil, constituem a Floresta Pluvial Neotropical. Segundo, a área desde o sul da África Ocidental e se estendendo para leste através da bacia do rio Congo constitui a Floresta Pluvial Africana (com uma área adicionada no lado leste da ilha de Madagascar). Terceiro, a Floresta Pluvial Indo-Malásia cobre partes do sudeste da Ásia (Vietnã, Tailândia e Península Malásia); as ilhas entre a Ásia e a Austrália, incluindo as Filipinas, Bornéu e Nova Guiné; e na costa de Queensland da Austrália.

O clima de Floresta Pluvial Tropical normalmente apresenta dois picos de precipitação, concentrados nos equinócios, correspondendo aos períodos quando a Convergência Intertropical passa sobre o equador (veja o Capítulo 4). Os solos da floresta pluvial são tipicamente antigos e constituem-se de oxissolos profundamente intemperizados. Como são relativamente destituídos de húmus e argila, assumem uma cor avermelhada dos óxidos de alumínio e de ferro e retêm poucos nutrientes. A despeito do baixo *status* de nutrientes dos solos, a vegetação da Floresta Pluvial é dominada por um **dossel** contínuo de árvores perenes altas, crescendo a cerca de 30–40 m. Árvores ocasionalmente **emergentes** ultrapassam o dossel a alturas de 55 m ou mais. Como a falta de água nas árvores emergentes é grande devido à sua altura e exposição, elas são normalmente decíduas, mesmo situando-se em Florestas Pluviais perenes. As Florestas Pluviais Tropicais tipicamente têm várias camadas de **sub-bosque** abaixo do dossel, contendo árvores, arbustos e herbáceas pequenas, mas estas são normalmente bastante esparsas porque pouca luz

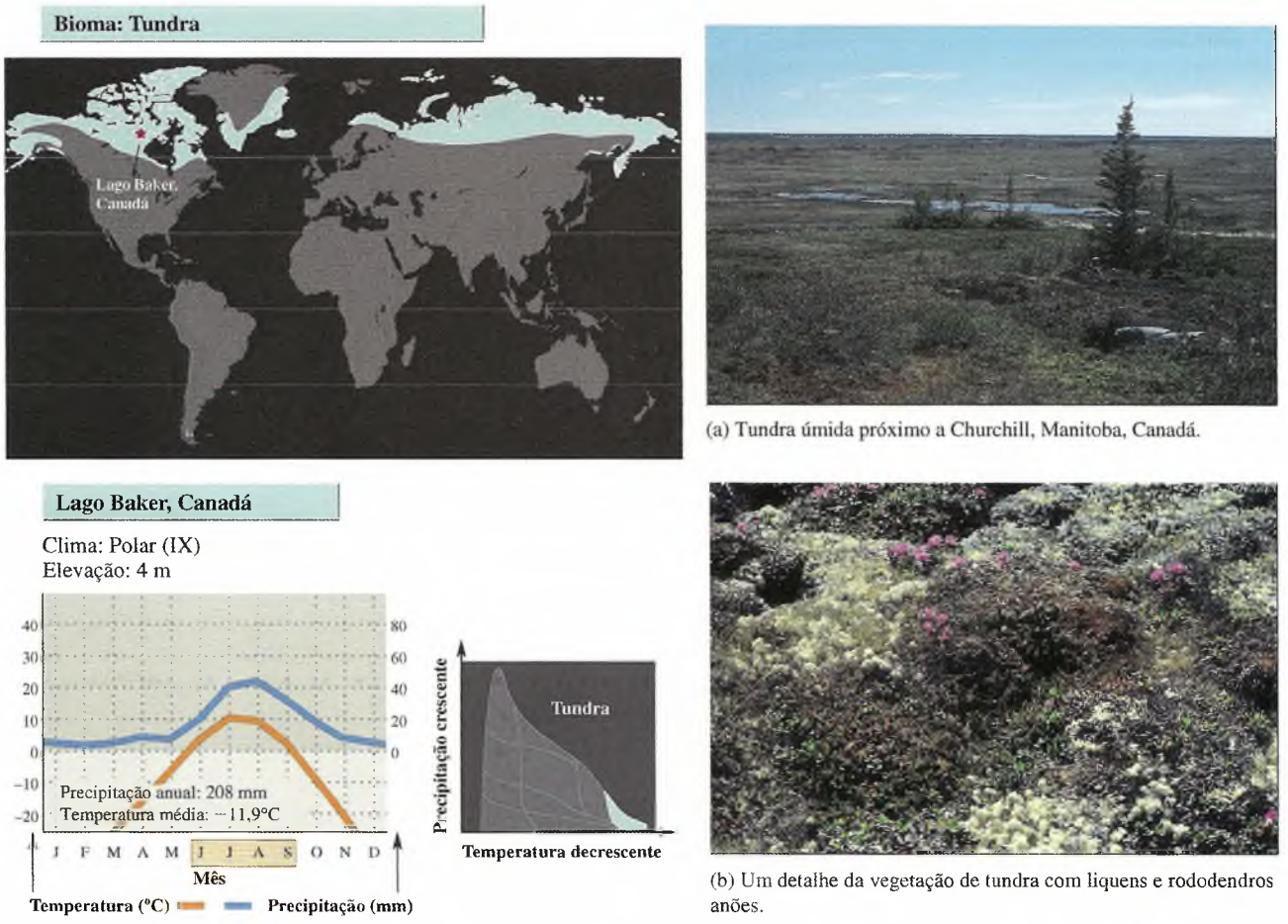


FIG. 5.15 Características principais do bioma de Tundra. Fotografias de R. E. Ricklefs.

penetra o dossel. As **lianas** trepadeiras, ou vinhas lenhosas, e as **epífitas** são plantas que crescem nos galhos de outras e não estão enraizadas no solo (também chamadas de plantas aéreas; veja a Fig. 1.5), são proeminentes no dossel da floresta propriamente dito. A diversidade de espécies é mais alta do que em qualquer outro lugar da Terra.

Por unidade de área, a produtividade biológica das Florestas Pluviais Tropicais excede a de qualquer outro bioma terrestre, e sua biomassa em pé excede a de todos os outros biomas, exceto a das Florestas Pluviais Temperadas. Devido às suas temperaturas continuamente altas e abundante umidade, a serapilheira das plantas se decompõe rapidamente, e a vegetação imediatamente assimila os nutrientes liberados. Esta rápida ciclagem de nutrientes sustenta a alta produtividade da Floresta Tropical, mas ela também torna o ecossistema extremamente vulnerável à perturbação. Quando as Florestas Pluviais Tropicais são cortadas e/ou queimadas, muitos de seus nutrientes vão embora nos troncos, ou para atmosfera junto com a fumaça. Os solos vulneráveis sofrem erosão rapidamente e preenchem os córregos com silte. Em muitos casos o ambiente se degrada rapidamente e a paisagem se torna improdutiva.

O bioma de Floresta Sazonal Tropical/Savana (zona de clima II)

Nos trópicos, mas além dos 10° do equador (na zona climática tropical de Walter), ocorre tipicamente uma estação seca pronunciada, correspondente ao inverno das altas latitudes. As Florestas Sazonais nesta zona têm uma preponderância de árvores decíduas que descartam suas folhas durante a estação de falta de água (Fig. 5.17). Onde a estação seca não é mais longa e severa, a vegetação se torna mais curta, e espinhos se desenvolvem para proteger as folhas da pastagem. Com uma aridez progressivamente crescente, a vegetação muda de floresta seca para espinhosa e finalmente transforma-se num deserto verdadeiro nas sombras de chuva das cadeias de montanhas ou ao longo das costas, que são acompanhadas por correntes oceânicas frias. Como nos ambientes tropicais mais úmidos, o solo tende a ser fortemente laterítico e pobre em nutrientes.

As Savanas são campos com árvores espaçadas. Estão espalhadas sobre grandes áreas dos trópicos secos, especialmente nas elevações moderadas do leste da África. A precipitação é tipicamente de 900-1.500 mm por ano, mas os três ou quatro meses mais secos trazem menos do que 50 mm de precipitação cada. O incêndio e a pastagem sem dúvida representam importantes papéis na manutenção do caráter do bioma de Savana, particularmente nas regiões mais úmidas, considerando-se que as gramíneas podem persistir melhor do que outras formas de vegetação sob ambas as influências. Quando a pastagem e o fogo são controlados num *habitat* de Savana, a floresta seca normalmente começa a se desenvolver. Grandes áreas da Savana Africana devem suas características à influência de atividades humanas, incluindo as queimadas, através de muitos milênios.

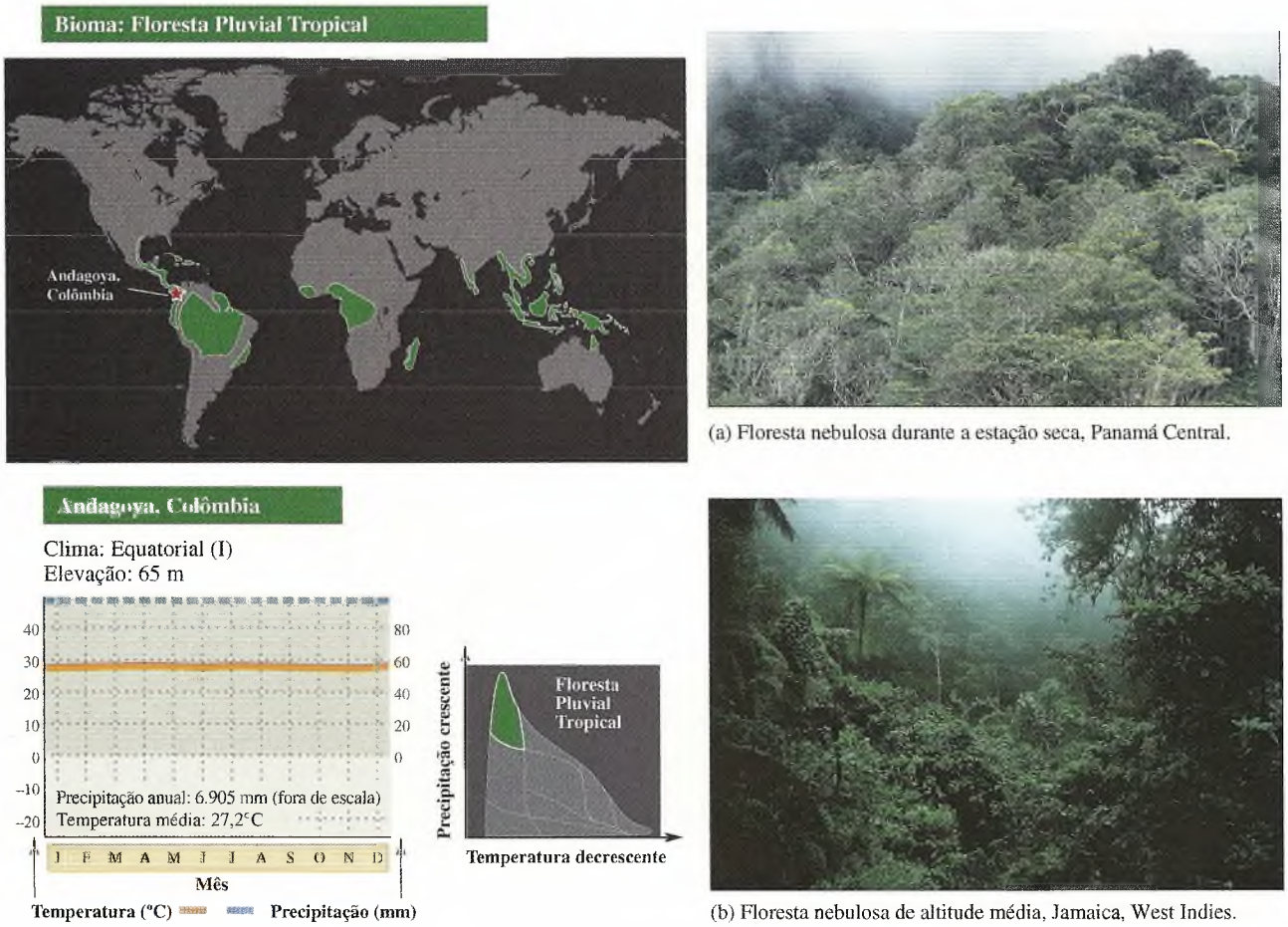


FIG. 5.16 Características principais do bioma de Floresta Pluvial Tropical. Fotografias de R. E. Ricklefs.

O conceito de bioma deve ser modificado para os sistemas de água doce

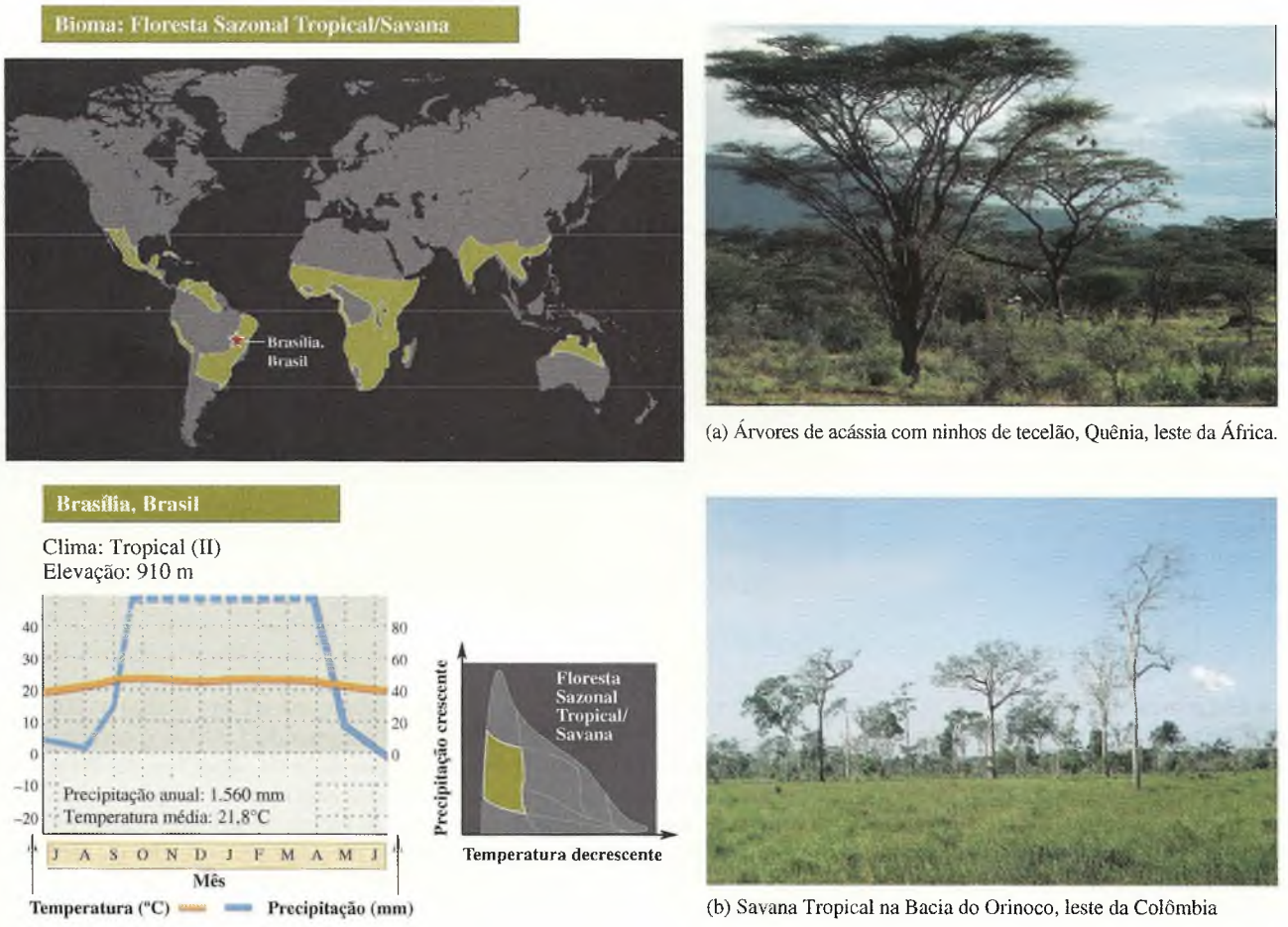
Os ecólogos terrestres e aquáticos geraram conceitos e termos descritivos para os sistemas ecológicos independentemente. O conceito de bioma foi desenvolvido para ecossistemas terrestres, onde a forma de crescimento da vegetação dominante reflete as condições do clima. Nos sistemas aquáticos, contudo, a profundidade da água, a temperatura, a taxa de fluxo e as concentrações de nutrientes e oxigênio são os fatores físicos dominantes, e os atributos estruturais dos organismos aquáticos não diferem muito em relação a estes fatores. Em consequência, os "biomas" aquáticos não existem no sentido do termo como é aplicado aos ecossistemas terrestres. De fato, definir biomas aquáticos de acordo com a vegetação seria impossível, porque os produtores em muitos sistemas aquáticos são algas unicelulares, que não formam uma "vegetação" com uma estrutura característica. Como resultado, os sistemas aquáticos foram classificados principalmente por estas características físicas como a salinidade, o movimento da água e a profundidade. Os grandes tipos de ambientes aquáticos são córregos e rios, lagos, alagados, estuários e oceanos, e cada um destes pode ser subdividido ainda mais em relação a muitos fatores.

Água que flui: córregos e rios

Os **córregos** formam-se sempre que a precipitação excede a evaporação e as drenagens de água da terra. Os córregos se desenvolvem com a distância, à medida que se unem para formar os rios. Os córregos e os sistemas ripários são normalmente chamados de sistemas **lóticos**, um termo aplicado à água doce corrente. Uma mudança contínua nos ecossistemas dos pequenos córregos nas nascentes de um sistema ripário até a foz do rio é a base do conceito de ***continuum* de rio**. À medida que nos movemos corrente abaixo, a água flui mais lentamente e se torna mais quente e rica em nutrientes; os ecossistemas se tornam mais complexos e geralmente mais produtivos.

Nos pequenos córregos, os ecólogos distinguem áreas de **corredeiras**, onde a água corre rapidamente sobre um substrato rochoso, e **poças** no leito pluvial (*pool*), extensões um pouco mais profundas onde a água se move mais lentamente (Fig. 5.18). A água é bem oxigenada nas corredeiras, enquanto as "poças" tendem a acumular silte e matéria orgânica. Ambas as áreas tendem a ser improdutivas, porque os nutrientes necessários à vida são levados para longe pelas corredeiras, enquanto o oxigênio e a luz do Sol necessários à vida são inexistentes nas poças.

Em geral, os córregos não possuem a riqueza e a diversidade de vida vistas em outros sistemas aquáticos. Em direção à nascente dos rios, onde pequenos córregos são normalmente sombreados e pobres em nutrientes, a produtividade de algas e outros organismos fotossintéticos tende a ser baixa. Os córregos são normalmente margeados por uma **zona ripária** de vegetação terrestre que é influenciada pelo alagamento sazonal e a elevação dos lençóis de água. Muito da teia alimentar dos ecossistemas de cabeceira depende das folhas e outras matérias orgânicas que



(a) Árvores de acássia com ninhos de tecelão, Quênia, leste da África.

(b) Savana Tropical na Bacia do Orinoco, leste da Colômbia

FIG. 5.17 Características principais do bioma de Floresta Sazonal Tropical/Savana. Fotografias de R. E. Ricklefs.

FIG. 5.18 Num córrego, as condições diferem entre remansos e corredeiras. Fotografias de Ed Reschke/Peter Arnold.

caem da vegetação circundante ou são arrastadas pelos córregos. Tais matérias orgânicas que entram no sistema aquático vindo de fora são denominadas **alóctones**.

Quanto mais largo um rio, mais de sua matéria orgânica tem origem nele mesmo, ou **autóctone**. À medida que nos movemos para baixo no *continuum* do rio, ele se torna mais largo, mais lento, mais carregado de nutrientes e mais exposto à luz direta do Sol (Fig. 5.19). Os nutrientes e a luz do Sol sustentam o crescimento de algas e plantas no rio propriamente dito. Contudo, os rios também se tornam mais carregados de sedimentos arrastados para dentro deles a partir das terras e dos córregos do entorno. A alta turbidez causada por sedimentos em suspensão nas partes mais baixas dos rios carregados de silte podem bloquear a luz e reduzir a produção. Os sistemas **fluviais**, como os rios são às vezes chamados, também se distinguem pelo fato de que os córregos continuamente transportam material, incluindo animais, plantas e nutrientes corrente abaixo. Para manter um sistema fluvial num estado estacionário, este deslocamento de fluxo deve ser contrabalançado pelo movimento para cima de animais, produção de partes a montante do sistema e entrada de materiais alóctones.

Todos os sistemas aquáticos interagem com os biomas terrestres que os circundam. Vimos que os córregos recebem escoamento superficial, água do subsolo e matéria orgânica da terra circundante. Uma variedade de organismos vive suas vidas tan-

FIG. 5.19 Grandes rios carregados de nutrientes são altamente produtivos. Este rio é um afluente na grande área alagada da bacia inferior do Rio Amazonas no Estado do Pará, Brasil. Fotografia de Jacque Jangoux/Peter Arnold.

to nos ambientes terrestres quanto aquáticos. Muitos sapos e salamandras, por exemplo, têm estágios larvais aquáticos e estágios terrestres adultos. Alguns animais terrestres se alimentam dos organismos que crescem nos córregos e nos lagos, efetivamente envolvendo nutrientes dos sistemas aquáticos para os sistemas terrestres circundantes. Por outro lado, muitos organismos com estágios larvais aquáticos, tais como os mosquitos, se alimentam de organismos terrestres. Assim, embora os biomas aquáticos e terrestres tenham fronteiras reconhecíveis, os organismos cruzam-nas sem cerimônia, e as próprias fronteiras se movem, estendendo-se para dentro das áreas alagadas e retraindo-se delas à medida que os rios sobem e descem.

Os sistemas lóticos são extremamente sensíveis a quaisquer modificações de seus fluxos de água. Dezenas de milhares de represas de todos os tamanhos interrompem os fluxos, somente nos Estados Unidos. Estas represas foram construídas para controlar as inundações, proporcionar água para irrigação ou gerar eletricidade. As represas alteram as vazões de água, a temperatura da água e os padrões de sedimentação. Tipicamente, a água atrás de represas se torna mais quente, e os *habitats* de fundo se tornam soterrados com silte, destruindo o *habitat* para os peixes e outros organismos aquáticos. Grandes represas usadas para energia hidroelétrica frequentemente liberam água a jusante com baixas concentrações de oxigênio dissolvido. Usar represas para controlar as inundações muda os ciclos sazonais de inundação necessários para manter muitas espécies de *habitats* ripários nas planícies inundadas. As represas também interrompem o movimento natural de organismos aquáticos para cima e para baixo, fragmentando os sistemas de rio e isolando as populações. Assim, os sistemas lóticos estão entre os mais vulneráveis de todos os biomas para modificação de *habitat*.

Águas paradas: lagos e poças

Os **lagos** e as **poças**, denominados de sistemas **lênticos**, são distinguidos por suas águas paradas. Os lagos e as poças podem se formar em qualquer tipo de depressão. Eles variam em tamanho desde as poças pequenas e temporárias de chuva, com poucos centímetros de profundidade, até o Lago Baikal na Rússia, que tem uma profundidade máxima de 1.740 m e contém cerca de um quinto de toda a água doce da superfície da Terra. Muitos lagos e poças são formados pela retração de geleiras, que deixam para trás bacias cheias de blocos de gelo enterrados em depósitos glaciais, que acabam por fim se derretendo. Os Grandes Lagos da América do Norte formaram-se em bacias glaciais, sobrepostos até 10.000 anos atrás por uma espessa camada de gelo. Os lagos são também formados em regiões geologicamente ativas, como o Vale da *Great Rift* da África ("Vale da Grande Fenda"), onde o deslocamento vertical de blocos da crosta da Terra criou bacias nas quais a água se acumulou. Grandes vales de rios, como os do Mississippi e Amazonas, têm lagos em forma de chifre de boi, amplas faixas do rio original abandonadas por deslocamentos do leito principal.

Um lago inteiro poderia ser considerado um bioma, mas ele é usualmente subdividido em diversas zonas ecológicas, cada uma das quais com condições físicas distintas (Fig. 5.20). A **zona litorânea** é a zona rasa em torno da borda de um lago ou poça na qual se encontra uma vegetação enraizada, como os lírios-de-água e as pontederiáceas. As partes de água aberta, além da zona litorânea, formam a **zona limnética** (ou **pelágica**), onde os produtores são algas unicelulares flutuantes ou *fitoplâncton*. Os lagos podem também ser subdivididos verticalmente, com base na penetração de luz e na formação de camadas térmicas estratificadas de água (o epilímnio em direção à superfície e o hipolímnio no fundo; veja a Fig. 4.12). Os sedimentos do fundo de lagos e poças constituem a **zona bêntica**, que proporciona *habitat* para animais que se enterram e microorganismos.

Os lagos e as poças não são permanentes. Pequenas poças temporárias podem se secar a cada ano, e frequentemente diversas vezes durante uma estação. A maioria dos pequenos lagos temperados que se formou quando as geleiras se retraíram gradualmente se encheram com sedimento até que não havia mais área de água aberta. O ecossistema aquático original gradualmente se transformou num ecossistema terrestre, primeiro numa campina úmida e depois o bioma terrestre natural da região.

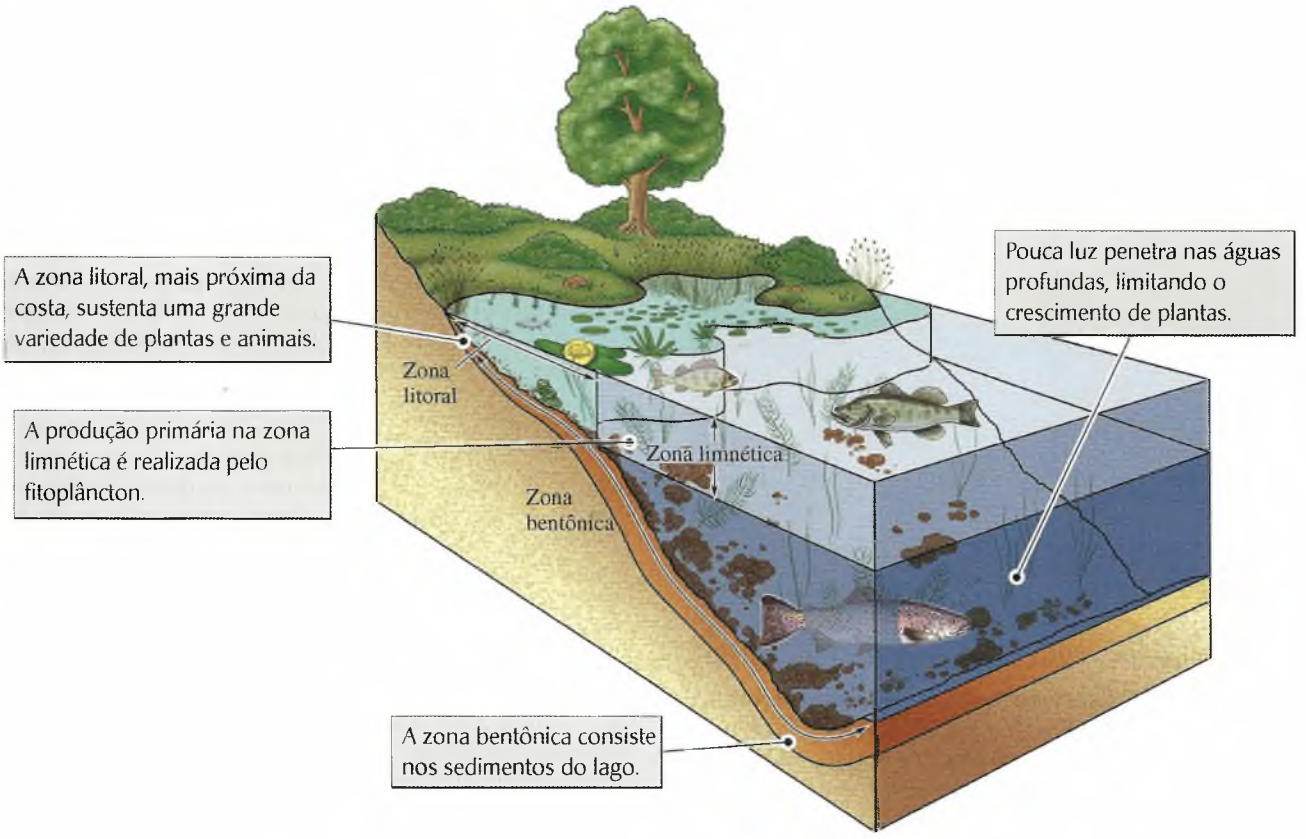


FIG. 5.20 Um lago pode ser dividido horizontalmente ou verticalmente em zonas ecológicas.

Alagados

As comunidades aquáticas e terrestres normalmente se encontram nos **alagados**, que são áreas de terra consistindo em solo saturado com água e que sustentam uma vegetação especificamente adaptada a estas condições. Os alagados incluem pântanos, brejos e lamaçal quando derivam de água doce, e brejos salgados e manguezais quando associados a ambientes marinhos. Os alagados variam de tamanho desde poças vernais, formados após as chuvas de primavera, até grandes áreas de deltas de rios, como o alagado de Okavango de Botswana, os Everglades do Sul da Flórida e o Pantanal do Brasil, Bolívia e Paraguai — com 195.000 km^2, o maior alagado do mundo. A maioria das plantas que crescem em alagados podem tolerar baixas concentrações de oxigênio no solo; de fato, muitas são especializadas para estas condições anóxicas e não se desenvolvem em nenhum outro lugar. Os alagados também proporcionam um importante *habitat* para uma grande variedade de animais, de forma especial as aves aquáticas e os estágios larvais de muitas espécies de peixes e invertebrados característicos de águas abertas. Os alagados protegem as áreas costeiras da fúria dos furacões e outras tempestades. Os sedimentos dos alagados imobilizam substâncias poluentes potencialmente tóxicas dissolvidas na água e são plantas naturalmente purificadoras das águas.

Infelizmente, os alagados também ocupam espaço, e têm sido cortados, secados e aterrados para se obter produtos de madeira, desenvolver novas áreas de agricultura e para o crescimento urbano e suburbano sem fim. Desde os anos 1970, uma preocupação crescente com os valores naturais dos *habitats* de alagados, e a legislação, como a Lei da Água Limpa (EUA, 1977), vêm ajudando a conservar grandes áreas de alagados e restaurá-los tão proximamente quanto possível do seu estado natural.

Estuários

Os **estuários** são encontrados na foz dos rios, especialmente onde o fluxo é parcialmente bloqueado por formas de terra ou barreiras insulares (Fig. 5.21). Os estuários são únicos por causa da sua mistura de água doce e salgada. Além disso, eles são abundantemente supridos com nutrientes e sedimentos carregados corrente abaixo pelos rios. A rápida troca de nutrientes entre os sedimentos e a superfície nas águas rasas do estuário sustenta uma produtividade biológica extremamente alta. Como os estuários tendem a ser áreas de deposição de sedimentos, frequentemente são margeados por extensivos pântanos nas latitudes temperadas e por manguezais nos trópicos. Os pântanos estão entre os habitats mais produtivos da Terra, devido a uma combinação de altos níveis de nutrientes e ausência de falta de água. Eles contribuem com matéria orgânica para os ecossistemas de estuário, que por sua vez sustentam populações abundantes de ostras, caranguejos, peixes e os animais que se alimentam deles.

As intervenções humanas nos biomas de água doce

Os biomas de água doce de todos os tipos estão sujeitos a diversas interferências produzidas por atividades humanas que podem mudar dramaticamente sua qualidade e funcionamento ecológico. O mais importante desses são a chuva ácida e a eutroficação, que discutiremos em mais detalhes nos capítulos seguintes. Es-

FIG. 5.21 Estuários são ecossistemas extremamente produtivos. Os estuários se desenvolvem na foz dos rios e são normalmente limitados por extensos alagados salgados, como nesta vista da costa da Georgia. Fotografia de S. J. Krasemann/Peter Arnold.

tas interferências e seus efeitos demonstram ainda mais as conexões íntimas entre os biomas terrestres e aquáticos.

A chuva ácida se forma quando diversos gases produzidos pela combustão de combustíveis fósseis, particularmente o dióxido de enxofre e os óxidos de nitrogênio, se dissolvem na umidade da atmosfera para formar os ácidos sulfúrico e nítrico. Esta precipitação acidificada entra nos lagos e córregos, onde pode reduzir o pH a níveis tão baixos quanto 4, bem além dos limites de tolerância de muitos organismos. As águas acidificadas perdem vida vegetal e algas, e o baixo pH rompe a reprodução normal dos peixes e outros animais aquáticos. No caso mais extremo, o ecossistema inteiro pode colapsar.

A **eutroficação**[3] é a adição de nutrientes limitantes, como o fósforo, nos ecossistemas aquáticos. Estes nutrientes podem vir do escoamento superficial que carregou esgoto, rejeitos industriais ou fertilizantes, ou de rejeitos animais de terras cultivadas. Uma súbita abundância de nutrientes pode não somente aumentar a produção dramaticamente, mas também romper o funcionamento normal do ecossistema ao favorecer certos organismos sobre outros. O material orgânico abundante estimula o crescimento de populações de bactérias decompositoras que explodem, mas o processo de decomposição depleciona as águas do oxigênio necessário a outros organismos.

Os sistemas aquáticos marinhos são classificados principalmente pela profundidade da água

Os oceanos cobrem a maior parte da superfície da Terra. Abaixo da superfície do oceano situa-se um reino imensamente complexo que abriga uma grande variedade de condições físicas e sistemas ecológicos (Fig. 5.22). A variação nos ambientes marinhos vem das diferenças na temperatura, salinidade, profundidade (que influencia a luz e a pressão), correntes, substrato e, na fronteira dos oceanos, as ondas.

Muitos ecólogos marinhos categorizam as zonas ecológicas marinhas de acordo com a profundidade. A **zona litoral** (também chamada de *zona entremaré*) se estende entre os níveis mais alto e mais baixo da maré, e assim fica exposta periodicamente ao ar (Fig. 5.23). As condições ecológicas na zona litoral mudam rapidamente à medida que a maré vem e vai. Uma consequência frequente é a aguda **zonação** de organismos, de acordo com sua habilidade em tolerar os estresses de condições terrestres, aos quais são expostas em grande extensão dependendo de sua posição no intervalo entremaré. Para além do alcance do nível da maré mais baixa, a **zona nerítica** se estende até a profundidade de cerca de 200 m, que corresponde à borda da plataforma continental. A zona nerítica é geralmente uma região de produtividade alta, porque as camadas superficiais de água iluminadas pelo Sol estão tão próximas dos sedimentos abaixo, que ondas fortes podem movê-los para a superfície. Para além da zona nerítica, o fundo do mar cai rapidamente para grandes profundezas da **zona oceânica**. Aqui, os nutrientes são escassos e a produção é estritamente limitada. O fundo do mar abaixo da zona oceânica constitui a **zona bêntica**. Ambas as zonas nerítica e oceânica podem ser subdivididas verticalmente numa **zona fótica** superficial, na qual há suficiente luz para fotossíntese, e uma **zona afótica** sem luz. Os organismos na zona afótica dependem em sua maioria do material orgânico caindo de cima.

Outros sistemas de classificação do bioma marinho dividem os oceanos em biomas de diferentes formas. Um exemplo é proporcionado pelo Word Wildlife Fund (WWF), uma lista global de 200 tipos de *habitats* que são prioridade para conservação. O WWF apontou os seguintes biomas marinhos como aqueles entre os mais produtivos e diversos na Terra: o polar, as plataformas e mares temperados, a ressurgência temperada, a ressurgência tropical e os recifes tropicais de coral. Estes biomas tradicionalmente proporcionam a maioria dos recursos marinhos explorados pelos humanos. As regiões polares, que contêm grandes áreas de mares rasos, e as plataformas continentais nas latitudes temperadas são altamente produtivas, porque os nutrientes dos sedimentos do fundo não estão muito longe das águas superficiais, como indicado anteriormente. As zonas de ressurgência são também altamente produtivas porque as correntes para cima arrastam nutrientes das profundezas do oceano para as águas superficiais iluminadas.

Enquanto o oceano aberto é comparado com o deserto, por causa da sua baixa produtividade, os **recifes de coral** são como florestas pluviais tropicais, tanto na riqueza de sua produção biológica quanto na diversidade de seus habitantes (Fig. 5.24). Os corais construtores de recifes são encontrados nas águas rasas dos oceanos quentes, normalmente onde as temperaturas da água permanecem acima de 20°C por todo o ano. Os recifes de coral frequentemente circundam ilhas vulcânicas, onde são alimentados por nutrientes que sofrem erosão do solo vulcânico rico e pelas correntes de fundo forçadas para cima pelo perfil da ilha. Os corais são duplamente produtivos porque as algas fotossintéticas dentro de seu tecido geram energia de carboidrato que alimenta as fenomenais taxas de crescimento dos corais. Além disso, a complexidade da estrutura construída pelos corais ao longo do tempo proporciona uma grande variedade de substratos e esconderijos para as algas e os animais, tornando os recifes de corais um dos mais diversos da Terra. Infelizmente, as tempera-

[3]N.T.: Frequentemente traduzida com o anglicismo "eutrofização".

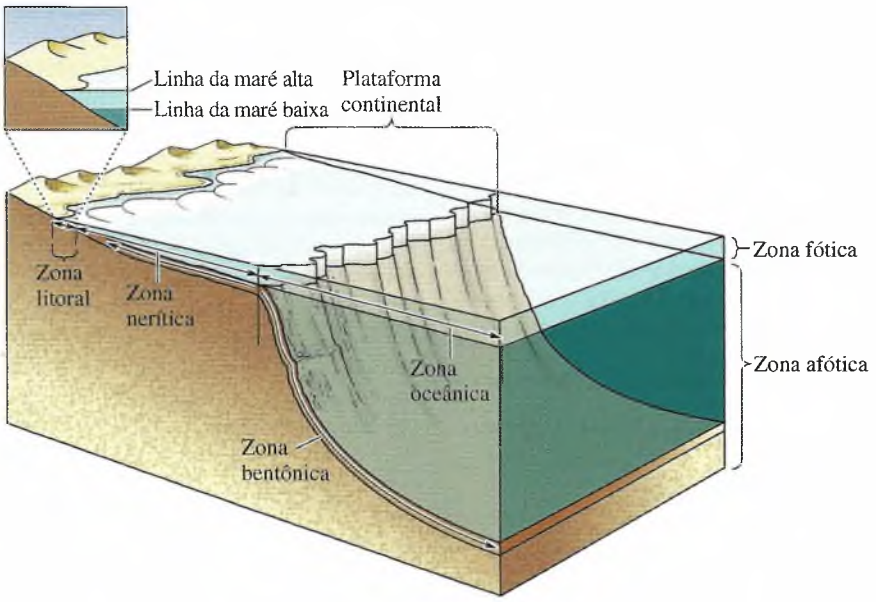


FIG. 5.22 Os oceanos podem ser divididos em algumas zonas ecológicas principais. Essas variações resultam de diferenças nos fatores como temperatura, profundidade e imersão da maré.

FIG. 5.23 A zona litoral é exposta a condições terrestres duas vezes por dia. Contudo, pode sustentar um crescimento prolífico de algas e diversos animais marinhos, como nesta área da costa de New Brunswick no Canadá. Fotografias de R. E. Ricklefs.

FIG. 5.24 Os recifes de coral são ecossistemas altamente produtivos. Ao contrário do oceano aberto, onde a produtividade é baixa, o ecossistema de recife de corais proporciona alimento abundante para diversas comunidades biológicas. Esta fotografia foi tirada no Mar Vermelho, próximo ao Egito. Fotografia de Eric Hanauer.

turas crescentes da superfície do mar nos trópicos estão matando os simbiontes algais dos corais em grandes áreas — um fenômeno conhecido como branqueamento dos corais. A estabilidade deste bioma está agora em risco.

Outros biomas marinhos têm condições físicas que promovem formas únicas de vida e propriedades ecossistêmicas distintas. Por exemplo, as florestas de *kelp*,[4] que se desenvolvem em águas rasas e férteis ao longo de costas continentais, proporcionam habitats para uma rica variedade de vida marinha (veja a Fig. 1.16). Grandes áreas de mares polares rasos são cobertas com gelo que sela a interface ar–água e aumenta a salinidade da água porque os sais são excluídos do gelo. O resultado é um ambiente salgado e de penumbra sem qualquer perturbação de onda. As chaminés hidrotérmicas são ambientes do fundo do mar dominados pela entrada de água quente carregada de sulfeto de hidrogênio, que proporciona energia redutora usada por bactérias quimiossintéticas para alimentar a alta produtividade que de outra forma seria estéril num ambiente abissal.

As qualidades físicas que caracterizam cada bioma terrestre e aquático constituem os ambientes aos quais seus habitantes estão adaptados na forma e na função. A íntima associação entre os organismos e seus ambientes através do tempo evolutivo é a base para a especialização ecológica e para os limites resultantes das distribuições de organismos e populações. As adaptações, contudo, refletem não apenas estes fatores físicos do ambiente, mas também as muitas interações de organismos com indivíduos de sua própria e de outras espécies. Na próxima parte deste livro, examinaremos o processo da adaptação evolutiva e veremos como ele criou a tremenda diversidade de vida sobre a Terra.

[4]N.T.: Um tipo de alga comprida inexistente no Brasil e comum na Califórnia.

RESUMO

1. As distribuições geográficas de plantas são determinadas primordialmente pelo clima. Cada região climática tem tipos característicos de vegetação que diferem em forma de crescimento.

2. Como as formas de crescimento vegetal estão diretamente relacionadas com o clima, os grandes tipos de vegetação combinam com a temperatura e a precipitação de forma relevante. Os grandes tipos de vegetação podem ser usados para classificar os ecossistemas em categorias chamadas de biomas.

3. Duas formas de classificar os biomas são representadas pela abordagem de zonas climáticas de Walter e pela abordagem de vegetação exemplificada de Whittaker. O primeiro classifica as regiões com base no clima, dentro do qual o tipo característico de vegetação se desenvolve. O segundo classifica as regiões de acordo com o tipo de vegetação, que geralmente reflete o clima local.

4. As zonas climáticas e os biomas são agrupados nas latitudes tropicais, temperada, boreal e polar. As adaptações de plantas aos diferentes intervalos de temperatura distinguem os tipos de vegetação de cada uma destas faixas latitudinais. Dentro de cada uma delas, a sazonalidade da precipitação e fatores adicionais, como os incêndios, diferenciam ainda mais os biomas terrestres.

5. Nas latitudes temperadas, os grandes biomas são a Floresta Sazonal Temperada, a Floresta Pluvial Temperada e o Campo Temperado/Deserto. O bioma de Bosque/Arbusto é encontrado nas latitudes temperadas mais baixas em áreas com um clima mediterrâneo. Os Desertos Subtropicais situam-se entre as latitudes temperadas e tropicais.

6. Em latitudes altas, encontra-se a Floresta Boreal, normalmente consistindo em árvores aciculadas com folhagem perene sobre solos pobres em nutrientes e ácidos, e a Tundra, um bioma sem árvores que se desenvolve sobre solos permanentemente congelados ou *permafrost*.

7. As latitudes tropicais são dominadas por Floresta Pluvial Tropical e Floresta Sazonal Tropical, que vai desde a floresta decídua até a floresta espinhosa, à medida que a aridez aumenta, e às vezes até a Savana, que é um campo com árvores esparsas, mantidas sob a pressão do incêndio e da pastagem.

8. Os sistemas aquáticos não são normalmente classificados como biomas, porque não possuem o equivalente da vegetação terrestre como estrutura característica. Pode-se, contudo, distinguir-se águas correntes (sistemas lóticos), lagos (sistemas lênticos), alagados, estuários e oceanos, e cada um destes sistemas pode ser adicionalmente subdividido com base em outros fatores, como a profundidade da água.

9. O conceito de *continuum* de rio descreve as mudanças nas características dos sistemas lóticos desde suas cabeceiras até sua desembocadura. Os córregos de cabeceira tendem a ser sombreados pela vegetação circundante, com baixos níveis de nutrientes, e recebem a maioria de sua matéria orgânica de fontes externas (alóctones).

10. Na parte de baixo, os rios são largos e lentos, carregam muitos nutrientes e sedimentos, recebem muita luz do Sol e se espalham nos habitats terrestres circundantes nas planícies alagadas.

11. Os lagos e as poças variam tremendamente em tamanho, mas são todos distinguidos por conter águas paradas. Os grandes lagos podem ser diferenciados em zonas ecológicas que diferem em profundidade de água, temperatura, nutrientes, oxigênio e luz.

12. Os alagados são áreas nas quais o solo é saturado com água, incluindo pântanos, brejos e manguezais. Os alagados sustentam plantas e animais únicos, e também proporcionam funções ecossistêmicas importantes, como a remoção de poluentes da água.

13. Os estuários, que ocorrem na boca dos rios onde a água doce se mistura com a salgada, sustentam altos níveis de produtividade. Como são áreas de deposição de sedimentos, muitos estuários estão margeados por extensivas áreas alagadas pela maré nas latitudes temperadas e por manguezais nos trópicos.

14. Os ecossistemas marinhos são classificados principalmente pela profundidade. Eles incluem a zona litoral, na linha da costa entre os níveis de maré alta e baixa; a zona nerítica, composta das águas abertas até a profundidade de 200 m; e as águas profundas, da zona oceânica. A penetração da luz divide os oceanos numa zona fótica superficial e numa afótica profunda, sem luz. Muitos tipos especializados de ecossistemas marinhos estão associados com as correntes de ressurgência e com os recifes de coral tropicais.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que plantas não aparentadas frequentemente assumem a mesma forma de crescimento em diferentes partes do mundo?

2. Que tipos de condições ambientais limitam a distribuição das plantas?

3. Que condições climáticas são usadas para definir os biomas?

4. Que tipos de plantas são encontrados em cada um dos quatro biomas nas latitudes temperadas, e que condições ambientais diferenciam estes biomas?

5. Por que o bioma de Floresta Boreal é encontrado em diferentes continentes, incluindo a América do Norte, a Europa e a Ásia?

6. Explique por que as Florestas Pluviais Tropicais experimentam dois picos de precipitação.

7. Por que o fogo pode mudar uma área de um tipo de bioma para outro?

8. Compare e confronte os fatores usados para classificar os biomas terrestres com aqueles usados para classificar os biomas aquáticos.

9. Como os córregos nas cabeceiras e os grandes rios se diferenciam em relação à sua maior fonte de material orgânico?

10. Como a zona litorânea e a limnética de um lago diferem em relação à sua fonte de produção?

11. Que condições permitem aos recifes de coral serem tão altamente produtivos?

LEITURAS SUGERIDAS

Allan, J. D. 1995. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters.* Chapman & Hall, London.

Allen, C. D., and D. D. Breshears. 1998. Drought-induced shift of a forest–woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:14839–14842.

Barnes, R. S. K., and R. N. Hughes. 1999. *An Introduction to Marine Ecology.* 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Cushing, C. E., and J. D. Allan. 2001. *Streams: Their Ecology and Life.* Academic Press, San Diego.

Dodson, S. 2004. *Introduction to Limnology.* McGraw-Hill, New York.

Giller, P. S., and B. Malqvist. 1998. *The Biology of Streams and Rivers.* Oxford University Press, Oxford and New York.

Jeffree, E. P., and C. E. Jeffree. 1994. Temperature and biogeographical distributions of species. *Functional Ecology* 8:640–650.

McLusky, D. S. 1989. *The Estuarine Ecosystem.* 2nd ed. Chapman & Hall, New York.

Nybakken, J. W. 2005. *Marine Biology: An Ecological Approach.* 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco.

Olson, D. M., and E. Dinerstein. 2002. The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199–224.

Olson, D. M., et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience* 51(11):933–938.

Prentice, I. C., et al. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19:117–134.

Primack, R., and R. Corlett. 2005. *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison.* Blackwell Publishers, Malden, Mass.

Smith, T. M., H. H. Shugart, and F. I. Woodward. 1997. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change.* Cambridge University Press, Cambridge.

Teal, J., and M. Teal. 1969. *Life and Death of a Salt Marsh.* Little Brown, Boston.

Vannote, R. L., et al. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(1):130–137.

Woodward, F. I. 1987. *Climate and Plant Distribution.* Cambridge University Press, Cambridge.

CAPÍTULO 6

Evolução e Adaptação

O arquipélago de Galápagos, que fica cerca de 1.000 km ao largo da costa do Pacífico no Equador, foi uma fonte de inspiração para Charles Darwin há 175 anos, na sua famosa viagem em torno do globo no H. M. S. *Beagle*. Darwin notou que diversos organismos vivendo no arquipélago tinham diferentes formas em diferentes ilhas. Ele pressupôs que estas diferenças devem ter surgido por meio de modificações independentes dos descendentes dos colonizadores originais que chegaram à ilha vindos da América do Sul. A ideia ajudou Darwin a desenvolver sua Teoria da Evolução pela Seleção Natural. Desde o tempo de Darwin, o arquipélago de Galápagos atrai uma especial fascinação dos biólogos evolucionistas, e muitos voltam lá para se dedicarem a estudos evolutivos. Peter e Rosemary Grant, da Universidade de Princeton, observaram populações dos tentilhões de Darwin por muitos anos. Entre seus muitos achados, estava o sucesso e a sobrevivência reprodutiva de indivíduos com bicos de diferentes tamanhos entre os anos de El Niño e La Niña.

O arquipélago de Galápagos normalmente sofre a influência da corrente fria do Peru e é relativamente seco. Durante os anos de El Niño, contudo, uma temperatura de superfície do mar prolongadamente quente aumenta muito a precipitação, e um resultante crescimento luxuriante da vegetação produz insetos e sementes abundantes para as populações de aves e répteis que vivem desses alimentos (Fig. 6.1). Os anos de La Niña podem trazer períodos longos de seca e escassez de alimento.

O tentilhão-médio (*Geospiza fortis*) subsiste primordialmente de sementes, as quais ele quebra com seu bico. Durante um período de seca de La Niña em meados da década de 1970, as sementes se tornaram escassas à medida que a vegetação ressecou e morreu. As sementes que perduraram eram geralmente mais duras de quebrar, e foram assim evitadas pelos tentilhões durante os tempos de bonança. Contudo, com muito poucas sementes disponíveis, os tentilhões não tinham outra escolha que não fosse lidar com as mais duras. Consequentemente, a população dos tentilhões médios na pequena ilha de Daphne Major caiu de cerca de 1.400 indivíduos em 1975 para cerca de 200 no fim de 1977.

Os tentilhões não sobrevivem ou morrem aleatoriamente. Como a dureza média das sementes aumentou à medida que a seca se intensificou e as sementes mais macias eram consumidas, as aves com bicos maiores, que poderiam gerar a força necessária para quebrar

FIG. 6.1 Chuvas fortes durante os eventos de El Niño sustentam o crescimento vegetal exuberante no arquipélago de Galápagos. Estas fotografias mostram uma vertente da Ilha Tower (Ilha Genovesa) no fim de uma estação normal de seca em janeiro de 1982 (a) e no meio de um forte evento de El Niño em março de 1983 (b). A diferença mais importante é um crescimento surpreendente na camada de vegetação rasteira de arbustos e videiras. As árvores maiores de *Bursera* não são afetadas pelas condições excepcionais de umidade. Cortesia de Robert L. Curry, Universidade de Villanova.

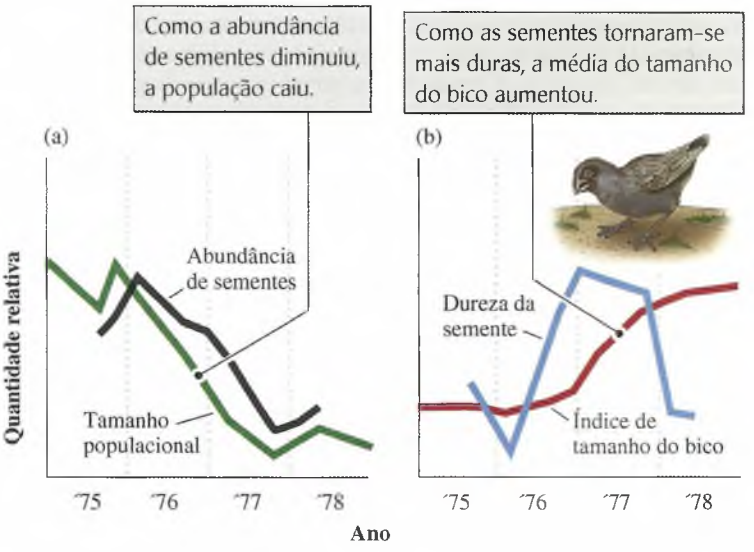


FIG. 6.2 Os tentilhões de Darwin apresentaram respostas evolutivas para mudanças nas fontes alimentares associadas com mudanças climáticas. (a) Mudanças no tamanho das sementes e no tamanho populacional do tentilhão-médio (*Geospiza fortis*) na Daphne Major, no arquipélago de Galápagos, durante um período árido de 1975–78. (b) Mudanças na dureza relativa das sementes e do tamanho médio do bico na população do tentilhão-médio durante o mesmo período. De P. R. Grant, *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1986).

as sementes duras, sobreviveram mais do que os indivíduos com bicos menores. Assim, o tamanho de bico médio dos indivíduos sobreviventes, e seus filhotes, aumentou significativamente entre 1976 e 1978 (Fig. 6.2). Aqui está um caso de evolução em ação! Durante o ano extremamente úmido de El Niño de 1983, pequenas sementes foram produzidas em abundância. As aves com bicos menores manipulavam as sementes menores mais eficientemente, e assim mais delas sobreviveram e produziram mais filhotes do que os indivíduos com bicos maiores. Consequentemente, o tamanho de bico médio da população voltou para o tamanho menor. Embora estas respostas evolutivas fossem pequenas, elas contudo ilustram a capacidade de uma população em responder às mudanças no ambiente.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O fenótipo é a expressão externa do genótipo de um indivíduo
- As adaptações resultam da seleção natural sobre a variação herdada dos atributos que afetam o ajustamento evolutivo
- Mudanças evolutivas nas frequências dos alelos têm sido registradas em populações naturais
- Os indivíduos podem responder a seus ambientes e aumentar seu ajustamento
- A plasticidade fenotípica permite aos indivíduos se adaptarem às mudanças ambientais

A evolução proporciona uma explicação direta para o modo pelo qual a forma e o funcionamento dos organismos são determinados pelas características dos seus ambientes — incluindo as condições físicas, os recursos alimentares e as interações entre competidores, predadores e patógenos, e outros indivíduos da mesma espécie. Através do processo da evolução, os atributos dos indivíduos nas populações são continuamente ajustados às mudanças no ambiente, assim como o tamanho do bico na população do tentilhão-médio respondeu à disponibilidade de sementes duras e moles no exemplo da abertura deste capítulo. Os resultados da evolução não podem ser compreendidos sem considerar o ambiente, e assim a ecologia estabelece um contexto para a evolução. Neste capítulo, examinaremos as muitas formas pelas quais as populações e os indivíduos respondem às mudanças em suas vizinhanças.

Somos amplamente produtos de nossos genes, e todos nós diferimos na nossa constituição genética. Os indivíduos com uma determinada constituição genética podem produzir um número maior de filhotes ao longo de suas vidas mais do que outros indivíduos. Desta forma, algumas variações de genes passarão para gerações futuras mais frequentemente do que outras, e se tornarão predominantes na população. Estas mudanças aparecem lentamente nas populações à medida que as gerações de pais são substituídas pelos seus filhos, mas os organismos podem responder individualmente a mudanças no ambiente, ocorram elas num determinado momento ou por todo um determinado período da vida de um indivíduo. A evolução da população e as respostas individuais capacitam uma espécie a se adaptar às condições de seu ambiente e produzir a relação íntima que observamos entre a forma, a função e o ambiente.

O fenótipo é a expressão externa do genótipo de um indivíduo

Cada indivíduo numa população é investido de uma constituição genética única, ou **genótipo**, que inclui todos os genes do indivíduo. A expressão externa do genótipo na estrutura e função do indivíduo é chamada de **fenótipo**. Assim, um genótipo é um conjunto de instruções genéticas, e um fenótipo é a apresentação, ou expressão, do genótipo na forma de um organismo. Naturalmente, o ambiente também influencia esta apresentação, mas a constituição genética de um indivíduo estabelece limites na expressão fenotípica. Obviamente, um animal com o genótipo de um camundongo não pode se desenvolver numa ratazana, mas poderia se tornar um camundongo maior ou menor dependendo de sua constituição genética específica e da natureza de seu ambiente. Colocando de outra forma, o genótipo está para o fenótipo assim como o projeto está para a estrutura de um prédio. Nesta analogia, os efeitos das influências ambientais são como detalhes num projeto que são deixados a critério da construtora, que pode depender, por exemplo, de mudanças imprevisíveis na disponibilidade de certos materiais na construção. Contudo, quando apresentado como um projeto de uma casa, o empreiteiro não construirá um almoxarifado.

Embora todos os atributos fenotípicos tenham uma base genética, eles são também influenciados pelas variações no ambiente, seja através dos efeitos das condições ambientais sobre os indivíduos (como a influência da temperatura ou do suprimento de comida sobre o crescimento e o desenvolvimento), ou através de respostas comportamentais e fisiológicas dos indivíduos às variações em seus ambientes. A capacidade de um indivíduo em dar diferentes respostas ao seu ambiente, chamada de *plasticidade fenotípica*, pode ela própria ser um atributo desenvolvido. Isto é, a forma pela qual o indivíduo responde à variação ambiental está também sujeita à evolução pela seleção natural. Veremos a plasticidade fenotípica com mais detalhe neste capítulo, mas devemos ter em mente a diferença entre estas respostas plásticas dos indivíduos e as respostas evolutivas das populações à medida que consideremos a relação dos organismos com seus ambientes.

Variação genética

Formas diferentes de um gene específico são denominadas de **alelos**. Em muitos casos, os alelos criam diferenças mensuráveis e perceptíveis no fenótipo de um organismo. Os grupos sanguíneos ABO nos humanos, por exemplo, são determinados pela herança de um de três alelos (A, B e O) de cada genitor. O gene envolvido é responsável pela produção dos antígenos A e B (o alelo O não produz o antígeno) que são moléculas na superfície de nossas células sanguíneas vermelhas que interagem com o sistema imunológico. Os indivíduos com tipo de sangue A têm genótipos AA ou AO; indivíduos com tipo B têm genótipos BB ou BO; e os restantes têm genótipos AB ou OO. Neste caso, a conexão entre o genótipo e o fenótipo é direta e o padrão de herança é direto. Crianças de um pai AA e uma mãe BB terão todas o genótipo AB, por exemplo. Alguns outros atributos, como a cor dos olhos nos humanos, refletem diversos genes agindo ao mesmo tempo. A cor do olho reflete a influência de pelo menos três genes que controlam pigmentos em diferentes partes da íris do olho. Neste caso, os padrões de herança fenotípica podem ser bastante complexos, porque dependem das interações entre os genótipos para cada gene.

Todos os indivíduos têm duas cópias de cada gene, uma herdada de sua mãe e uma de seu pai (exceções incluem genes sexualmente associados e organismos que se reproduzem sem união sexual de gametas). Um indivíduo que tem dois alelos diferentes de um gene específico é dito **heterozigoto** para aquele gene, como no caso de uma pessoa com sangue tipo AB. Quando ambas as cópias do gene são iguais, o indivíduo é **homozigoto** (AA, por exemplo). Quando um indivíduo é heterozigoto, os dois alelos diferentes podem produzir um fenótipo intermediário, ou um alelo pode mascarar a expressão do outro. No último caso, um alelo é dito **dominante** e o outro **recessivo**. Quando os heterozigotos têm um fenótipo intermediário — como no caso de uma pessoa com sangue tipo AB, que expressa ambos os alelos — os alelos são ditos **codominantes**. A maioria dos alelos danosos são recessivos, e o produto do gene normal de um alelo dominante mascara a função defeituosa do produto do gene do alelo mutante recessivo nos heterozigotos.

Todos os alelos de todos os genes de todos os indivíduos numa população constituem o ***pool* genético**. O *pool* de genes da maioria das populações que se reproduzem sexualmente contém uma significativa variação genética. Em relação ao sangue do tipo ABO, a população de humanos nos EUA inclui 61,3% de alelos O, 30% de alelos A e 8,7% de alelos B. As proporções destes alelos variam entre as populações. Por exemplo, os asiáticos tendem a ter frequências maiores de alelos B, e os irlandeses, mais de alelos O. Naturalmente, os biólogos de população estão muito mais interessados em como esta variação surge e em como é mantida. As respostas a estas questões exigem uma compreensão dos mecanismos genéticos de herança e a influência dos alelos em cada genótipo sobre o ajustamento evolutivo dos indivíduos.

Fontes de variação genética

Como surge uma variação genética? O genoma humano contém 20.000–25.000 genes codificados de proteínas, que representam somente uma pequena fração do DNA total do genoma. Uma parte do resto produz muitos tipos de RNA, alguns dos quais usados para controlar a expressão do gene. Contudo, a função de grande parte de nosso DNA permanece um mistério. Os genes que codificam as proteínas são responsáveis pela produção de estruturas, de moléculas e de enzimas estruturais que formam nossos corpos e executam as transformações bioquímicas da vida. Associadas com estes genes, estão as regiões vizinhas do DNA que controlam as expressões dos genes, ligando-os ou desligando-os em respostas às variações no ambiente físico e químico do núcleo da célula. As mudanças no DNA podem causar mudanças tanto na estrutura do produto da proteína propriamente dita quanto na quantidade de proteína produzida.

Um modo importante pelo qual tais mudanças nas proteínas ocorrem é através da **mutação**. As mutações resultam de qualquer mudança na sequência dos nucleotídeos (Adenina, Timina, Citosina, Guanina, representadas pelas letras A, T, C e G no código genético) que formam um gene, ou nas regiões do DNA, que controlam a expressão de um gene. Tais mudanças incluem a substituição de um nucleotídeo por outro, deleções ou inserções de nucleotídeos, rearranjos das moléculas de DNA envolvendo regiões invertidas, regiões duplicadas ou trocas de sequências de DNA entre os cromossomos. Alguns destes eventos causam mudanças drásticas, frequentemente letais, no fenótipo. Contudo, outros eventos, particularmente substituições de nucleotídeos simples, podem alterar a aparência, a fisiologia ou o comportamento do indivíduo. Muitos distúrbios genéticos humanos, tais como a anemia falciforme, a doença de Tay-Sachs, a fibrose cística e o albinismo, assim como tendências de desenvolver certos cânceres e doença de Alzheimer, são causados por mutações de um único nucleotídeo dos genes do indivíduo. Ainda outras substituições de nucleotídeos não têm efeitos detectáveis e são denominadas de mutações silenciosas ou sinônimas. Ocasionalmente, as mutações produzem novos fenótipos, que são mais bem ajustados ao ambiente local, e estes fenótipos tenderão a aumentar na população.

Muitas mutações têm múltiplos efeitos. Por exemplo, uma mutação de um gene chamado *daf*-2 aumenta a duração de vida do verme *Caenorhabditis elegans* — um modelo de animal comum em estudos de laboratório de genética e desenvolvimento. Sem surpresa, o *daf*-2 e os genes relacionados em outros organismos, incluindo humanos, são de grande interesse para os biólogos. Contudo, a ação do alelo mutante *daf*-2 é bastante complexa, porque o gene influencia a expressão de outros genes e reguladores de genes, resultando numa cascata de eventos com diferentes influências na duração de vida e em outros processos fisiológicos. Tais efeitos de um único gene em atributos múltiplos são denominados de **pleiotropia**. De fato, os vermes com a mutação *daf*-2 sobre-expressam dúzias de produtos genéticos comparados com os indivíduos "tipo selvagem" (não mutantes) e subexpressam muitos outros. Com os muitos milhares de genes no genoma de até mesmo simples vermes, a relação entre o genótipo e o fenótipo está fadada a ser complexa.

A base genética dos atributos fenotípicos continuamente variantes

Até agora, discutimos os atributos fenotípicos mais em termos de determinação genética simples, na qual um único gene com dois ou mais alelos alternativos produz diferenças discretas e prontamente distinguíveis na forma ou função, tais como os antígenos A e B produzidos pelo gene dos tipos de sangue ABO. Muitos genes agem desta forma. Contudo, muitos atributos fenotípicos com relevância ecológica variam continuamente por um intervalo de valores (Fig. 6.3). O tamanho do corpo é um bom exemplo. Na maioria das populações, os indivíduos apresentam uma distribuição normal, ou em forma de sino, de tamanhos corporais, com uma concentração de indivíduos em direção ao centro da distribuição e menos indivíduos em direção aos extremos de maior e menor tamanho.

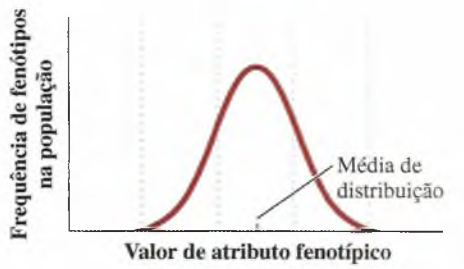


FIG. 6.3 Muitos atributos fenotípicos mostram variação contínua. Atributos como processos de tamanhos e taxas são frequentemente influenciados por muitos genes. Os valores fenotípicos destes atributos continuamente variantes assumem uma distribuição normal.

Uma parte desta variação contínua poderia ser devida às diferenças nos ambientes em que os indivíduos vivem durante seu desenvolvimento, mas boa parte dela pode ser atribuída às ações de muitos genes, cada um com uma influência relativamente pequena sobre o valor do atributo. Assim, se cada um dos diversos genes tem um alelo que tende a aumentar o tamanho do corpo, enquanto o alelo alternativo tende a diminuir, o tamanho real de um indivíduo dependerá da mistura de alelos para todos aqueles genes no genoma. A tendência dos indivíduos em se concentrar no centro da distribuição reflete a relativa improbabilidade de um indivíduo herdar a maioria dos alelos que causam o tamanho grande, ou a maioria dos alelos que causam o pequeno. Pense nisso em termos de moedas jogadas. A chance de obter dez coroas seguidas (cerca de uma em mil) é muito mais remota do que a chance de se obter uma distribuição mais homogênea de caras e coroas. Exatamente cinco caras e cinco coroas ocorrerá cerca de uma vez em quatro.

As adaptações resultam da seleção natural sobre a variação herdada dos atributos que afetam o ajustamento evolutivo

A variação genética permeia entre os indivíduos de uma população e tem muitas consequências. A mais importante destas para o estudo da ecologia é a evolução pela seleção natural. O termo **evolução** pertence a qualquer mudança no *pool* genético de uma população. Quando os fatores genéticos causam diferenças na sua sobrevivência e sucesso reprodutivo dos indivíduos, a mudança evolutiva surge através da seleção natural. Os indivíduos cujos atributos os capacitam a atingir taxas mais altas de reprodução deixam mais descendentes, e portanto os alelos responsáveis por aqueles atributos aumentam no *pool* genético da população. Os atributos eles próprios são chamados de *adaptações* ou *adaptações evolutivas*, e o processo propriamente dito

é frequentemente denominado de *adaptação*. O processo da evolução por seleção natural tem três ingredientes principais:

1. Variação entre indivíduos
2. Herança da variação
3. Diferenças na sobrevivência e sucesso reprodutivo, ou *ajustamento*, relacionado com aquela variação.

A *variação* refere-se às diferenças em um atributo específico entre os indivíduos de uma população, e assim à variação naquele atributo contida no *pool* genético da população como um todo. Os bicos das aves, por exemplo, surgem de diversos tamanhos sob o controle de fatores genéticos; indivíduos diferentes têm bicos de tamanhos diferentes.

A *herança* da variação é a base genética da evolução. Os atributos herdados permanecem estáveis à medida que são passados de pai para filho. Assim, um atributo, como o tamanho do bico de uma ave, tem uma existência por si própria na população, independentemente do indivíduo específico ao qual ele pertence. Um indivíduo não possui um atributo exceto pelo breve momento de sua existência. O indivíduo meramente "pede emprestado" um atributo, ou pelo menos os fatores genéticos que o influenciam, da população por meio de seus ancestrais, e então o repassa aos seus próprios descendentes. Assim, o atributo — ou, de outra forma, suas influências genéticas subjacentes herdadas — é uma parte da constituição da população como um todo.

O **ajustamento** se refere à produção de filhotes durante o tempo de vida do indivíduo. Quanto mais filhotes produz, maior o ajustamento daquele indivíduo e maior a contribuição de seus atributos "emprestados" para a formação das gerações futuras. Os atributos herdados que promovem o sucesso reprodutivo são passados adiante numa taxa alta, e por fim substituem aqueles atributos que conferem um ajustamento menor. A mudança resultante na constituição genética da população é chamada de evolução.

Considere como estes princípios se aplicam no seguinte exemplo de mudança evolutiva na praga cítrica da Califórnia. No início do século 20, certas espécies de insetos cochonilha eram uma praga severa dos pomares cítricos do sul da Califórnia. Os fruticultores descobriram que poderiam controlar de forma eficaz as populações de cochonilhas via fumigação dos pomares com gás cianeto. Contudo, após vários anos desse tratamento, o gás passou a matar menos insetos, e em pouco tempo a cochonilha reconquistou seu *status* de praga. Os pesquisadores determinaram que as cochonilhas desenvolveram uma resistência de base genética ao veneno cianeto (Fig. 6.4). Além disso, quando eles pesquisaram os pomares nas áreas que não tinham sido fumigadas, descobriram que um pequeno número de indivíduos possuía uma resistência inata ao cianeto. Em outras palavras, a resistência ao cianeto tinha uma base genética, e os alelos envolvidos estavam presentes em baixa frequência nas populações de cochonilhas. A presença de poucos indivíduos com estes alelos resistentes ao cianeto foi a variação genética inicial requerida para a evolução.

A fumigação de cianeto no início foi muito efetiva, matando todos os indivíduos exceto aqueles resistentes. Em consequência, somente os indivíduos com alelos para resistência ao cianeto se reproduziram e deixaram descendentes. Ao longo do tempo, a proporção de indivíduos resistentes na população remanescente aumentou, até que todos os indivíduos eram resistentes à fumigação e ela não foi mais eficaz. Assim, a despeito do seu sucesso inicial, os programas de fumigação tinham, por fim, mudado o ambiente dos insetos de forma a favorecer a reprodução dos indivíduos resistentes ao cianeto, cuja prole então aumentou a proporções epidêmicas.

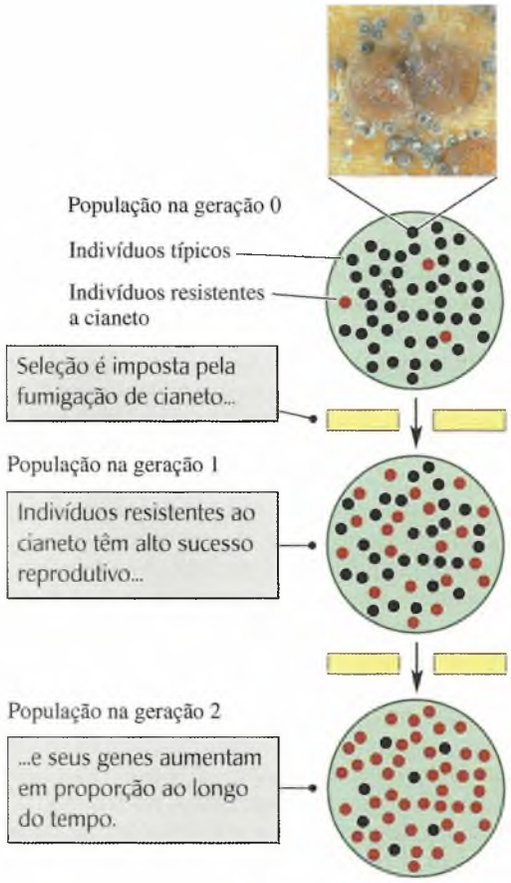


FIG. 6.4 Mudanças evolutivas em uma população podem resultar de uma mudança no ambiente. Alelos que conferem resistência para o cianeto estão presentes em baixa frequência nas populações de cochonilha-de-escama que nunca foram expostas ao cianeto, simplesmente devido às mutações recorrentes. Na ausência do cianeto, o atributo pode, na verdade, ser um tanto quanto danoso. Quando as populações são fumegadas regularmente, entretanto, o gene para resistência ao cianeto confere alto desempenho, e sua frequência aumenta rapidamente na população. Fotografia de Jack Kelly Clark, cortesia do University of California Statewide IPM Project.

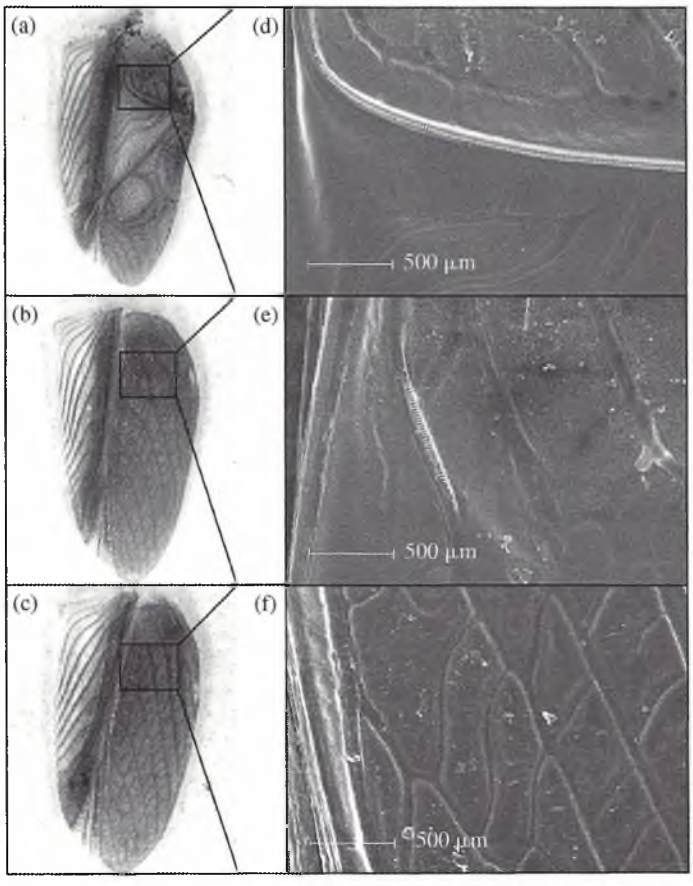
Qualquer variação fenotípica pode causar variação no ajustamento entre os indivíduos. Os atributos dos indivíduos que originam a maior parte dos descendentes são ditos *selecionados*, e a sobrevivência e reprodução diferencial dos indivíduos com atributos diferentes é denominada de **seleção natural**. Os biólogos usam "natural" para distinguir o que acontece na natureza da **seleção artificial**, que resulta de decisões conscientes feitas por humanos em relação às qualidades desejadas de animais domesticados e plantas de laboratório.

Às vezes o ambiente pode influenciar o fenótipo diretamente. A variação na disponibilidade de alimento para os indivíduos, por exemplo, pode produzir uma variação no tamanho do corpo e em outros atributos. Tais mudanças fenotípicas num indivíduo às vezes aprimoram aquela relação do indivíduo com seu ambiente (pense no filtro solar que reduz o dano da radiação solar à pele). Embora tais mudanças sejam benéficas, não são adaptações no sentido evolutivo, mas são denominadas de *aclimatação*. Tais influências ambientais criam variações fenotípicas na população, que podem resultar em sobrevivência e reprodução di-

ferencial (isto é, diferenças no ajustamento). Sem uma base genética subjacente à variação, contudo, o *pool* genético da população permanece imutável por tal seleção, e os indivíduos nas gerações sucessivas apresentarão o mesmo conjunto de atributos. É importante perceber que uma resposta evolutiva ao longo das gerações exige uma base genética para a variação no fenótipo, porque somente os genes são passados de geração para geração e, portanto, podem causar uma mudança herdada nos fenótipos da população. Teremos mais a dizer sobre aclimatação mais adiante neste capítulo.

A maioria dos biólogos evolucionistas acreditam que a diversificação dos seres vivos ao longo da história da vida tem sido determinada primordialmente pela seleção natural. É importante compreender, contudo, que a seleção natural não é uma força externa que empurra os organismos em direção a metas predeterminadas, no sentido de que os humanos artificialmente "selecionam" as vacas para produzir mais leite. Muito pelo contrário. A seleção natural ocorre por causa das diferenças no sucesso reprodutivo entre os indivíduos dotados de diferentes formas ou funções num determinado ambiente. O processo que cria a seleção é ecológico — a interação de indivíduos com seus ambientes, incluindo as condições físicas, os recursos alimentares, os predadores e outros indivíduos da mesma espécie, e assim por diante. Um vento de inverno frio não quer saber se uma ave está bem isolada por sua plumagem. Se um coelho corre rápido ou não é irrelevante para a evolução. Tudo o que importa é se os coelhos rápidos deixam mais descendentes, porque, talvez, eles têm mais probabilidade de escapar dos predadores. Presume-se que os predadores prefiram caçar coelhos lentos, mas olhe lá, ao capturar os mais lentos, eles acabam favorecendo a reprodução dos mais rápidos.

ECÓLOGOS EM CAMPO **A rápida evolução em resposta a um parasitoide introduzido.** Todos os atributos de morfologia, fisiologia e comportamento estão sujeitos à modificação evolutiva. Por exemplo, os machos de muitas espécies animais apresentam estruturas ou comportamentos que atraem as fêmeas para a proposta de acasalamento. Estes atributos estão sob forte seleção por fêmeas seletivas que acham certos atributos masculinos desejáveis porque sinalizam algum atributo do macho que pode contribuir para o sucesso de sua prole. A escolha da fêmea é um componente importante da seleção sexual, responsável por muitas das diferenças entre os sexos que se observam nas populações naturais (veja o Capítulo 8). Contudo, a atração das fêmeas pode ser uma faca de dois gumes.



(g)

FIG. 6.5 Moscas parasitoides têm causado mudanças evolutivas nas asas dos grilos-de-campo machos. O lado de baixo da asa posterior de (a) um macho alado normal, (b) um macho de asa silenciosa e (c) uma fêmea *Teleogryllus oceanicus*. (d–f) Micrografias SEM [*scanning electron microscope*] destas asas. (d) Os muitos dentes igualmente espaçados e o "esfregador" de um macho de asa normal são utilizados para produzir o chamado de acasalamento. (e) Estas estruturas são muito reduzidas em tamanho e realocadas nas asas dos machos de asa silenciosa. (f) O dispositivo produtor de som é ausente nas fêmeas. (g) Um macho de *Teleogryllus oceanicus*. (a–f) Cortesia de R. M. Tinghitella, de M. Zuk, J. T. Rotenberry e R. M. Tinghitella, *Biol. Lett.* 2:521–524 (2006); (g) Robin M. Tinghitella.

Considere a história recente do grilo-de-campo *Teleogryllus oceanicus* no Havaí. Esse inseto, nativo da Austrália e das ilhas do Pacífico sul, foi introduzido no Havaí nos anos 1800. Lá ele coexiste com outro inseto introduzido mais recentemente, da América do Norte, neste caso, a mosca parasitoide *Ormia ochracea*. Esta mosca localiza hospedeiros em potencial (como os grilos-de-campo) pelos seus chamados de acasalamento. As moscas fêmeas depositam seus ovos nas infelizes vítimas, que são consumidas por dentro pelas larvas em desenvolvimento. No curso dos estudos sobre seleção sexual da chamada de acasalamento do grilo-de-campo no Kauai, Marlene Zuk, da Universidade da Califórnia em Riverside, notou que os machos têm se tornado mais silenciosos durante as últimas duas décadas. Poder-se-ia imaginar que os grilos se tornaram calados com medo da presença da mosca parasitoide. Neste caso, contudo, o silêncio dos grilos é causado por um alelo mutante que aumentou de frequência no *pool* genético. Os grilos-de-campo machos fazem seus chamados de acasalamento friccionando as estruturas da asa que funcionam como um elemento de vibração para produzir som (Fig. 6.5). As fêmeas não têm essas estruturas. O alelo mutante produz asas de macho que se parecem com asas de fêmea e assim incapazes de produzir som.

Claramente, o uso do som pela mosca *Ormia* para encontrar hospedeiros aplicaria uma forte seleção favorecendo qualquer modificação da asa do grilo macho que reduzisse a produção de som — um caso de comportamento do predador com efeito seletivo sobre a presa que torna a vida mais difícil para o predador. As asas mutantes resolveram um problema dos grilos, mas e sobre a questão de atrair as fêmeas? Se os machos mutantes falhassem em reproduzir, qualquer vantagem que ganhassem evitando o parasitismo teria sido cancelada. De fato, os poucos machos cantantes permanecem, e os machos silenciosos tendem a se aglomerar em torno desses indivíduos e tentar se acasalar com as fêmeas atraídas por seus chamados. De fato, quando os pesquisadores produziram chamados de macho na presença de outros machos, aqueles com asas silenciosas se aproximaram mais dos alto-falantes do que os machos com asas normais. Nas populações com todos os machos cantantes (*habitats* sem as parasitoides), naturalmente, os indivíduos se distanciam uns dos outros para evitar a competição pelos acasalamentos. Evidentemente, a forte seleção favorecendo asas silenciosas dos machos também favoreceu os comportamentos que atraem os machos para próximo dos cantantes, tal que possam competir pelas fêmeas atraídas.

Este exemplo ilustra as características básicas da adaptação em resposta a mudanças no ambiente (a presença de uma mosca parasitoide). A morfologia da asa é herdada e varia por mutação genética; sob novas condições, uma morfologia diferente confere mais ajustamento e aumenta sua frequência. Neste caso, como a seleção foi muito forte (como no caso da fumigação do cianeto e da cochonilha), a resposta adaptativa foi quase completa em poucas dezenas de gerações. Note também que as vantagens de uma adaptação específica (evitar parasita) pode ser parcialmente contrabalançada por desvantagens conferidas por algum outro agente seletivo (neste caso, fêmeas seletivas). Portanto, a maioria das adaptações representam um melhor compromisso entre as alternativas.

Seleção estabilizadora, direcional e disruptiva

A seleção pode influenciar a distribuição dos atributos numa população de três formas diferentes, dependendo de como o ambiente varia ao longo do tempo e do espaço. A **seleção estabilizadora** ocorre quando os indivíduos com fenótipos intermediários ou médios — geralmente os fenótipos mais comuns numa população — têm sucessos reprodutivos mais altos do que aqueles com fenótipos extremos (Fig. 6.6). A seleção estabilizadora tende a puxar a distribuição dos fenótipos numa população em direção a um ponto intermediário ótimo e assim contra-atacando a tendência da variação fenotípica de aumentar por mutação. No caso de atributos discretos, a seleção estabilizadora tende a manter um único fenótipo mais ajustado. A seleção estabilizadora

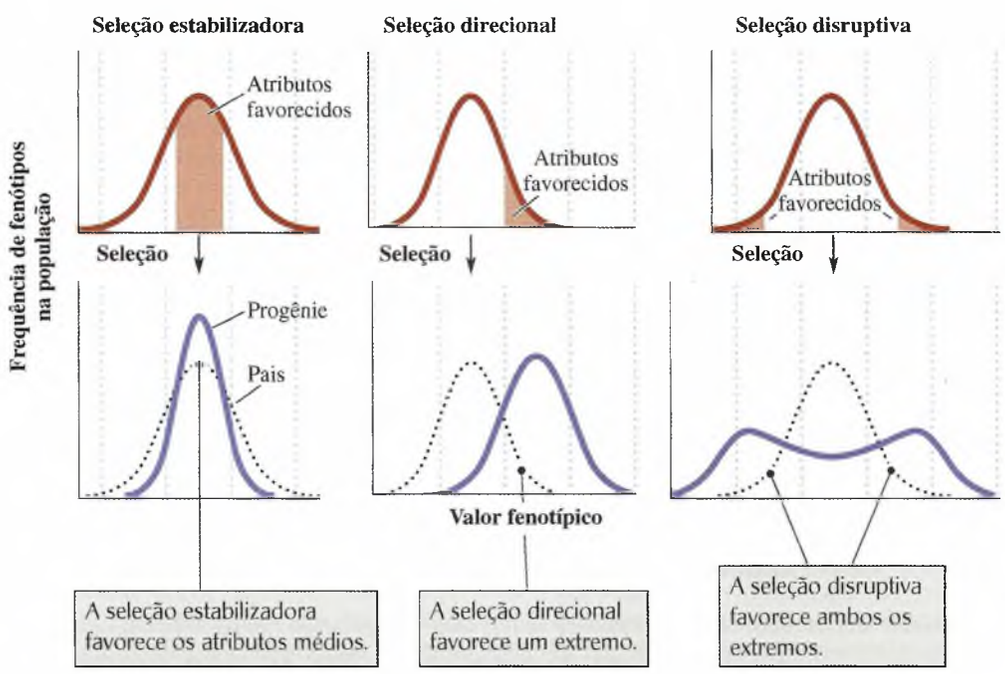


FIG. 6.6 A seleção natural pode ser estabilizadora, direcionadora ou disruptiva. Os painéis do topo mostram os valores fenotípicos favorecidos por cada tipo de seleção (áreas sombreadas). Nos painéis de baixo, as distribuições dos fenótipos depois da seleção (geração de filhotes; linhas cheias) são comparadas com aquelas antes da seleção (geração dos pais; linhas tracejadas).

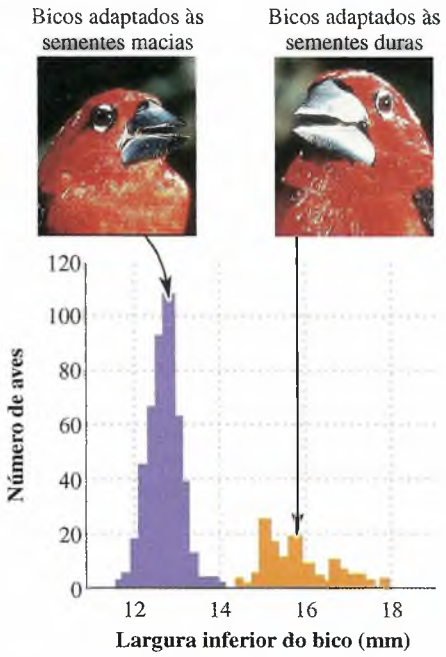


FIG. 6.7 A seleção disruptiva aumenta a variação fenotípica em uma população. A população do tentilhão-africano *Pyrenestes ostrinus* em Camarões mostra o resultado da seleção disruptiva no tamanho do bico. O bico alargado das aves permite quebrar as sementes mais duras de uma espécie de caniço (*Scleria*) mais rapidamente que as aves de bicos menores. Embora ambas as aves possam quebrar e abrir as sementes macias de outras espécie de caniço, as de bicos menores podem fazer isto com mais eficiência. Estas circunstâncias têm conduzido a uma distribuição bimodal dos tamanhos dos bicos. Segundo T. B. Smith, *Nature* 329:717–719 (1987).

executa uma limpeza genética para a população, varrendo para fora a variação genética danosa. Quando o ambiente de uma população é relativamente imutável, a seleção estabilizadora é um modo dominante, e pouca mudança evolutiva acontece.

A **seleção direcional** ocorre quando os indivíduos mais ajustados têm um fenótipo mais extremo do que a média da população. Neste caso, esses indivíduos produzem mais descendentes, e a produção de fenótipos nas gerações subsequentes desloca-se em direção a um novo ótimo. Quando aquele novo ótimo é atingido, a seleção se torna estabilizadora de novo. No caso de atributos discretos, a seleção direcional resulta na substituição de um atributo por outro ao longo do tempo, como veremos abaixo no caso da mariposa-de-pimenta.

Os indivíduos com fenótipos extremos em quaisquer das pontas da distribuição populacional poderiam, sob algumas circunstâncias, ter um ajustamento mais alto do que os indivíduos com fenótipos intermediários. Esta situação leva à **seleção disruptiva**, que tende a aumentar a variação genética e ser atípica numa população e, no caso extremo, criar uma distribuição bimodal (dupla) de fenótipos de bicos mais próximos às duas extremidades da distribuição original. A seleção disruptiva é tida como relativamente incomum. Poderia ocorrer, contudo, quando os indivíduos podem se especializar em poucos recursos alimentares que diferem em tamanho ou em outro atributo (Fig. 6.7). Uma forte competição entre os indivíduos por um recurso desejado poderia também aumentar os ajustamentos que evitam aquela competição, especializando-se em um dos vários recursos alternativos.

Mudanças evolutivas nas frequências dos alelos têm sido registradas em populações naturais

A resistência ao cianeto nas cochonilhas foi um dos primeiros casos documentados de uma população que respondeu geneticamente a uma mudança em seu ambiente. Casos semelhantes de resistência a pesticidas e herbicidas entre pragas da agricultura e vetores de doença, assim como a crescente resistência aos antibióticos entre bactérias patogênicas, são exemplos adicionais de como o *pool* genético das populações pode responder às mudanças notadas pela raça humana em seus ambientes. Em cada caso, uma variação preexistente no *pool* genético propiciou à população responder rapidamente às condições em transformação.

A seleção e a mudança na frequência das mariposas melânicas

Umas das mais notáveis demonstrações da evolução em ação é o caso do melanismo na mariposa-de-pimenta (*Biston betularia*), uma espécie de bosques largamente distribuída (Fig. 6.8). No início do século 19, alguns espécimes escuros, ou *melânicos*, da mariposa-de-pimenta foram coletados na Inglaterra. Durante o século seguinte, esta forma escura se tornou progressivamente mais comum nas florestas próximas às regiões muito industrializadas, daí o fenômeno ser frequentemente denominado de **melanismo industrial**. Na ausência de fábricas e outras instalações industriais pesadas, a forma da mariposa típica, a pálida, ainda prevalece.

Este fenômeno provocou considerável interesse entre os geneticistas, que mostraram, através do cruzamento das formas escura e clara, que o melanismo na mariposa-de-pimenta é um atributo herdado determinado por um único alelo dominante. Como o melanismo é herdado, seu aumento e disseminação deve ter resultado de mudanças genéticas (evolução) na população. Parece razoável supor que a seleção natural levou à substituição de indivíduos tipicamente claros por melânicos. Isto é, onde os melânicos se tornaram mais comuns, o ambiente deve de alguma

FIG. 6.8 O melanismo industrial nas mariposas-de-pimenta demonstra mudanças genéticas em resposta a fatores seletivos no meio ambiente. Forma melânica (*esquerda*) e típica da mariposa-de-pimenta descansando sobre o tronco de uma árvore escurecido por fuligem. Fotografia de Stephen Dalton/Photo Researchers.

forma ter sido alterado para dar às formas escuras uma vantagem de sobrevivência sobre as claras.

Trabalhando na década de 1950, o biólogo inglês H. B. D. Kettlewell testou esta hipótese medindo o ajustamento relativo das duas formas. Ele teve que fazer isto independentemente das mudanças em suas frequências. Isto é, Kettlewell não poderia inferir o ajustamento relativo das mariposas típica e melânica do fato de que uma tinha diminuído e a outra aumentado na frequência, porque isso seria um raciocínio circular. Para determinar se a forma melânica tinha ajustamento maior do que a típica nas regiões onde ocorreu, Kettlewell escolheu o método de marcação e recaptura. Marcou mariposas machos adultas de ambas as formas com um ponto de tinta celulósica e então as liberou. A marca foi colocada na parte debaixo da asa, de forma a não atrair a atenção de predadores quando parada sobre um tronco de árvore. Kettlewell recapturou mariposas atraindo-as a uma lâmpada de vapor de mercúrio no centro dos bosques, ou engaiolando as fêmeas virgens na borda dos bosques (somente os machos poderiam ser usados no estudo porque as fêmeas não são atraídas para as luzes nem para fêmeas virgens).

Em um experimento, Kettlewell marcou e liberou 201 indivíduos típicos e 601 melânicos numa área de bosque próximo à área industrial de Birmingham. Os resultados foram como se segue:

	Típicas	Melânicas
Número de mariposas liberadas	201	601
Número de mariposas recapturadas	34	205
Percentual de recaptura	16	34

Estes números indicam que uma percentagem maior dos indivíduos escuros sobreviveu ao longo do curso do experimento. Um experimento semelhante numa área não industrial revelou uma sobrevivência mais alta dos indivíduos claros.

O agente específico da seleção foi facilmente identificado. As mariposas-de-pimenta repousam sobre galhos de árvores durante o dia. Kettlewell raciocinou que, em áreas industriais, a poluição do ar tinha escurecido os galhos, tal que as mariposas típicas pousadas neles eram rapidamente encontradas pelos predadores (veja a Fig. 6.8). As formas escuras eram camufladas melhor sobre galhos escuros, e assim sua coloração aumentou suas chances de sobrevivência. Em última instância, a sobrevivência diferencial das formas escura e clara levou a mudanças em suas frequências relativas naquelas populações.

Para testar esta ideia, Kettlewell colocou números iguais de mariposas claras e escuras sobre troncos de árvores em áreas poluídas e em áreas não poluídas, e observou-as cuidadosamente de uma certa distância, por trás de um esconderijo (estrutura em forma de tenda com a intenção de esconder os observadores de seus objetos; *blind* nos EUA e, mais apropriadamente, *hide* na Inglaterra). Rapidamente ele descobriu que diversas espécies de aves regularmente caçavam mariposas e outros insetos nos troncos de árvores, e que as aves encontravam mais rapidamente uma mariposa que contrastava com o fundo do que uma que se assemelhava com ele. Kettlewell tabulou os seguintes números de predação:

Indivíduos capturados por aves	Típicas	Melânicas
Madeiras não poluídas	26	164
Madeiras poluídas	43	15

Estes dados estavam consistentes com os resultados dos experimentos de marcação e recaptura. Juntos, os resultados de Kettlewell demonstraram a operação da seleção natural, que, durante um século, resultou nas mudanças genéticas — evolução — nas populações da mariposa-de-pimenta em áreas poluídas.

Embora Kettlewell tenha sido elogiado por fornecer a primeira demonstração de que a seleção natural tinha causado mudanças evolutivas num sistema natural — um verdadeiro exemplo de livro-texto — ele também teve seus detratores. Eles reclamaram que as mariposas que ele usou para os experimentos de marcação e recaptura foram criadas em laboratório, o que pode ter alterado seu comportamento — tal como sua escolha dos locais de pouso — e que ele tinha liberado as mariposas experimentais em densidades artificialmente elevadas, o que poderia ter afetado o comportamento dos predadores de tal forma que distorcessem os resultados. Contudo, estudos recentes detalhados feitos por Michael Majerus, na Universidade de Oxford, e outros confirmaram completamente os resultados iniciais de Kettlewell.

Um dos aspectos mais gratificantes da história da mariposa-de-pimenta é que, com o advento dos programas de controle de poluição e o retorno das florestas a um estado mais natural, as frequências de mariposas melânicas diminuíram, tal como a teoria evolutiva previu que fariam. Na área do entorno do centro industrial de Kirby, no noroeste da Inglaterra, por exemplo, a forma melânica diminuiu de mais de 90% da população para cerca de 30% em 20 anos (Fig. 6.9).

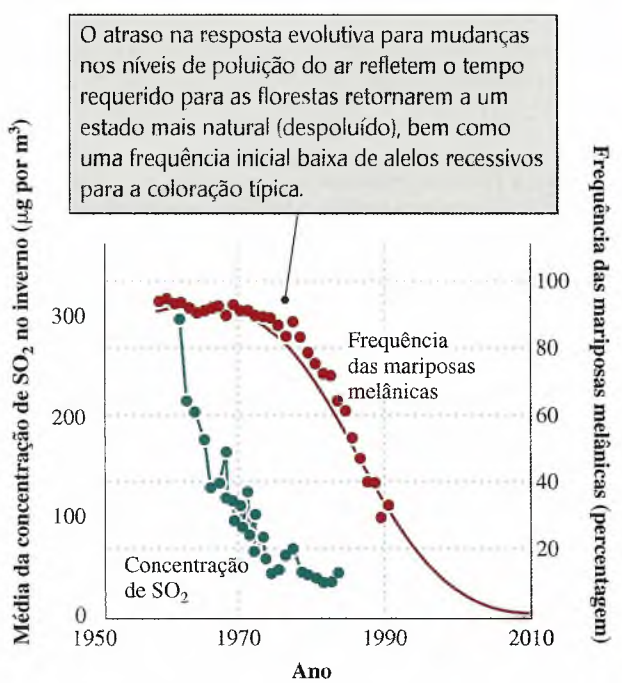


FIG. 6.9 A mudança no ambiente pode resultar em uma mudança na frequência de um fenótipo. A frequência da forma melânica da mariposa-de-pimenta vem decrescendo desde o início dos programas de controle de poluição na Inglaterra nos anos 1950. O índice para poluição é o nível no inverno de dióxido de enxofre (SO_2), que afeta diretamente o crescimento dos liquens nos troncos das árvores, nos quais as mariposas descansam durante o dia. Segundo C. A. Clarke, G. S. Mani, e G. Wynne, *Biol. J. Linn. Soc.* 26:189–199 (1985); G. S. Mani e M. E. N. Majerus, *Biol. J. Linn. Soc.* 48:157–165 (1993).

A genética populacional e a previsão da mudança evolutiva

A dinâmica da seleção natural e a mudança genética nas populações são um foco do ramo da ecologia conhecido como Genética Populacional. O estudo da **genética populacional** mostra que as populações estão continuamente engajadas em relações evolutivas dinâmicas com seus ambientes, que formam interações ecológicas. Uma meta primordial da genética populacional desde a década de 1920 tem sido desenvolver métodos para prever mudanças nas frequências dos genes em resposta à seleção. Como acabamos de ver, tais mudanças são a essência da evolução, e a capacidade de prevê-las é importante porque podem nos dizer se as mudanças genéticas que observamos na natureza são consistentes com a nossa compreensão de como funciona. A teoria da genética populacional levou a modelos matemáticos que nos permitem prever estas mudanças, assim como a direção da evolução sob um tipo específico de seleção. O tópico é muito extenso para ser esgotado em detalhes aqui, mas informações adicionais na internet explicam algumas das características básicas das análises de genética populacional.

MAIS NA REDE *Taxa de Evolução em Populações.* Os modelos de genética populacional podem prever quão rapidamente os genes serão substituídos nas populações.

MAIS NA REDE *A Seleção sobre os Atributos que Apresentam Variação Contínua.* A maioria das características dos organismos são controladas por muitos genes com pequenos efeitos, o que pode ser analisado por métodos da genética quantitativa.

MAIS NA REDE *Modelando a Seleção Contra um Gene Recessivo Deletério.* A taxa de mudança na frequência de alelos depende de como o alelo é expressado no fenótipo e da força da seleção.

A genética populacional tem muitas mensagens importantes para os ecólogos. Primeiro, toda população abriga alguma variação genética que influencia seu ajustamento. Isto significa que um potencial para evolução existe em todas as populações.

Segundo, mudanças no ambiente quase sempre serão acompanhadas de uma resposta evolutiva, que muda as frequências dos genótipos na população. Estas mudanças são adaptativas, no sentido de que, ao longo do tempo, uma proporção maior de indivíduos herdará estruturas e mecanismos que aumentarão seu ajustamento sob novas condições ambientais. A magnitude da resposta evolutiva não é sempre previsível e depende da variação genética presente na população num dado tempo. Os atributos que variam mais continuamente, como o tamanho, têm bastante variação genética para responder à seleção, mas o intervalo de variação e a extensão da resposta podem ser limitados pelo ajustamento negativo em consequência de outras mudanças influenciadas pelos mesmos fatores genéticos. Dado tempo bastante, as populações podem atingir algum tipo de ótimo evolutivo e tornarem-se estáveis, pelo menos até que o ambiente mude novamente.

Terceiro, mudanças ambientais rápidas trazidas pelo surgimento de novas adaptações nas populações de inimigos, ou por mudanças de origem humana no ambiente, tais como a destruição de *habitats* ou a introdução de predadores ou patógenos, podem exceder a capacidade de uma população em responder à evolução. Sob estas circunstâncias, o declínio de uma população em direção à extinção é uma possibilidade marcante.

Embora muito ainda reste a ser aprendido, está claro que as populações estão engajadas em relações dinâmicas evolutivas com seus ambientes, particularmente com os componentes biológicos de seus ambientes (competidores, predadores e patógenos), que estão também envolvidos em resposta a outros tipos de organismos. Estas interações entre espécies diferentes podem exercer fortes efeitos sobre as populações, influenciando a dinâmica evolutiva e populacional das espécies e determinando se as espécies podem coexistir umas com as outras.

Os indivíduos podem responder a seus ambientes e aumentar seu ajustamento

A evolução ocorre através da substituição de indivíduos menos ajustados numa população pela prole dos mais ajustados ao longo do tempo. Embora as respostas evolutivas ajudem a combinar as adaptações dos organismos com seus ambientes, um indivíduo propriamente dito não se beneficia da evolução. É o *pool* genético da população que evolui, não o indivíduo. Contudo, os indivíduos podem executar mudanças que os ajudem a lidar com a variação em seus ambientes durante suas vidas. A *capacidade* de responder à variação ambiental, chamada de **plasticidade fenotípica**, pode ela própria ser uma adaptação que intensifica o ajustamento do indivíduo. Os ambientes podem mudar com o tempo e o espaço, e os indivíduos se ajustam a estas mudanças alterando seu comportamento, sua fisiologia e até mesmo sua estrutura.

Os animais são livres para se moverem pelo seu ambiente, e a qualquer tempo podem escolher que parte do ambiente intensifica mais sua sobrevivência ou reprodução por causa da temperatura, umidade, salinidade ou outras condições. As partes do ambiente que podem ser distinguidas por suas condições são denominadas de ***micro-habitats*** ou **microambientes**. Nos desertos, por exemplo, o solo sombreado sob um arbusto é normalmente mais fresco e úmido do que as áreas circundantes expostas à luz direta do Sol, embora estas condições mudem no curso do ciclo diário e com as estações.

A carriça-do-cacto (Fig. 6.10) é uma ave insetívora que vive nos desertos do sudoeste dos Estados Unidos e norte do México. Como não tem fonte de água, ela deve evitar se aquecer muito no seu ambiente. De outra forma, teria que usar a água em seu corpo para dissipar o excesso de calor através do efeito de resfriamento da evaporação do seu trato respiratório (veja o Capítulo 3). Num deserto próximo a Tucson, Arizona, a carriça-do-cacto busca *micro-habitats* favoráveis nos quais se alimenta à medida que o ambiente térmico muda ao longo do dia (Fig. 6.11). Durante o início mais fresco do dia, as carriças forrageiam através de todo o ambiente, buscando alimento entre as folhagens e o solo. À medida que o dia avança e se aquece, elas selecionam as partes mais frias de seu *habitat*, particularmente na sombra de pequenas árvores e grandes arbustos, sempre manejando para evitar ficar onde a temperatura passe de 35°C. Quando a temperatura mínima no ambiente sobe acima de 35°C, em cujo ponto as aves devem usar o resfriamento evaporativo para manter suas temperaturas corporais mesmo paradas, elas param de se alimentar e ficam quietas nas áreas mais sombreadas.

Embora uma carriça adulta possa se mover livremente para qualquer parte de seu *habitat*, o seu ninho tem que ficar fixo num determinado local, e seus filhotes não podem se mover pelos

FIG. 6.10 A carriça-do-cacto é adaptada para o ambiente de deserto. A carriça-do-cacto (*Campylorhynchus brunneicapillus*) é uma residente conspícua dos desertos no sudoeste dos Estados Unidos e ao norte do México. Fotografia de Craig K. Lorenz/Photo Researchers.

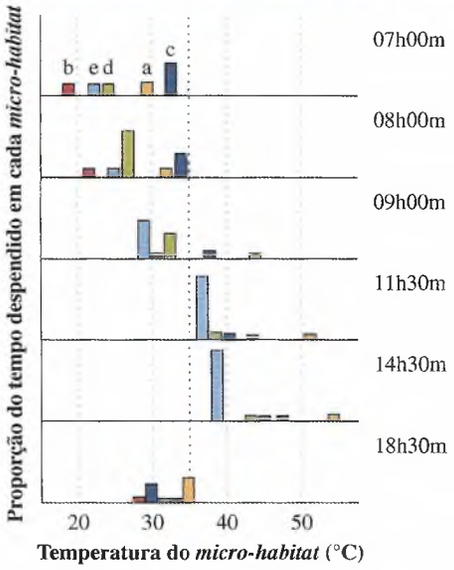


FIG. 6.11 A temperatura afeta o *micro-habitat* utilizado pela carriça-do-cacto. O *micro-habitat* disponível pelas carriças, do solo exposto (a) para a sombra das árvores (e), varia em seus graus de estresse térmico. As barras mostram a proporção do tempo despendido pelas carriças em cada tipo de *micro-habitat* e como as temperaturas mudaram ao longo dos dias da primavera. De R. E. Ricklefs e F. R. Hainsworth, *Ecology* 49:227–233 (1968). Fotografia de R. E. Ricklefs.

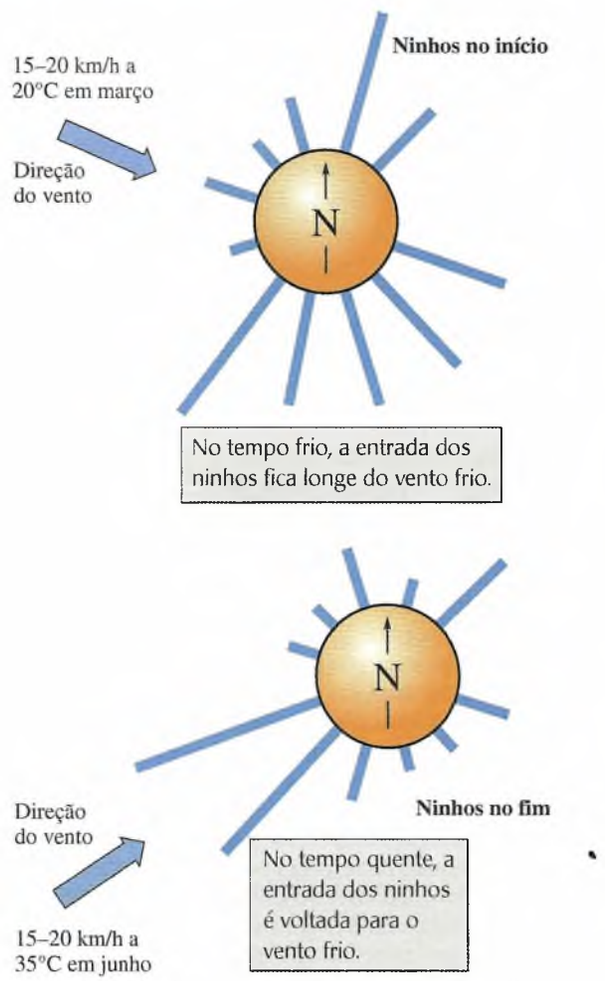


FIG. 6.12 A orientação das entradas dos ninhos da carriça-do-cacto muda durante a estação de procriação. O comprimento das barras representa os números relativos de ninhos com cada orientação. Segundo R. E. Ricklefs e F. R. Hainsworth, *Condor* 71:32–37 (1969).

micro-habitats até que cresçam o bastante para deixar o ninho. O microambiente do ninho deve, portanto, estar dentro do intervalo de tolerância dos filhotes durante todo o tempo. As carriças-do-cacto parecem conseguir isso através de duas ações, a escolha de locais de ninhos específicos e a orientação de seus ninhos para determinadas direções. As carriças-do-cacto constroem ninhos fechados mas aerados — bolas de gramíneas encorpadas, um tanto desorganizadas — com entradas laterais. Uma vez que o ninho esteja construído, naturalmente, sua posição e orientação não podem ser mudadas. Por um mês e meio, do primeiro ovo até que o filhote levante voo, o ninho deve proporcionar um ambiente adequado dia e noite, em tempo quente e frio.

Durante o longo período de reprodução (março a setembro) do sul do Arizona, as carriças-do-cacto normalmente criam várias ninhadas de filhotes. No início da primavera, constroem seus ninhos tal que as entradas fiquem de frente para a direção dos ventos frios; durante os meses quentes de verão, orientam seus ninhos na direção das brisas da tarde, que circulam o ar através da câmara do ninho e facilitam a perda de calor (Fig. 6.12). Esta estratégia faz diferença! Os ninhos orientados adequadamente de acordo com a estação são consistentemente mais bem-sucedidos (82% produzem filhotes viáveis) do que os ninhos virados na direção errada (somente 45% de sucesso). A flexibilidade comportamental da carriça-do-cacto em escolher onde forragear e como orientar seu ninho é um bom exemplo da capacidade mais geral do fenótipo em responder à variação ambiental.

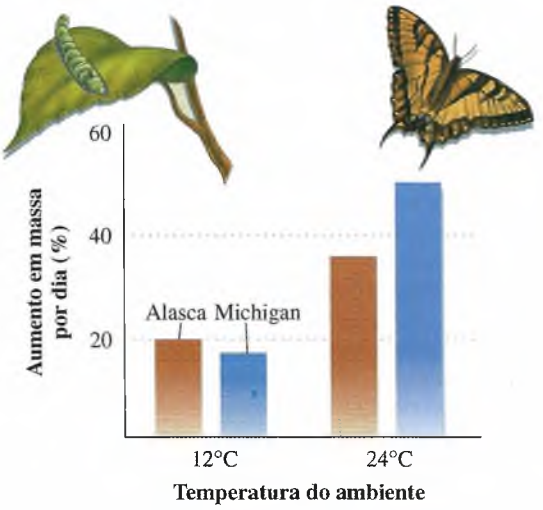


FIG. 6.14 As normas de reação das populações adaptadas aos diferentes ambientes podem diferir. As lagartas da borboleta-rabo-de-andorinha *Papilio canadensis* foram obtidas das populações do Alasca e de Michigan e cultivadas nas folhas do choupo-balsâmico em laboratório a temperaturas de 12°C e 24°C. Embora as lagartas vindas de ambos os ambientes tenham crescido mais rapidamente na temperatura mais alta, as do Alasca cresceram mais rapidamente que as de Michigan nas temperaturas mais baixas. Segundo M. P. Ayres e J. M. Scriber, *Ecol. Monogr.* 64:465–482 (1994).

A plasticidade fenotípica permite aos indivíduos se adaptarem às mudanças ambientais

Virtualmente todos os atributos de um indivíduo são afetados pelas condições ambientais e por sua resposta àquelas condições. A relação observada entre o fenótipo do indivíduo e o ambiente é denominada de **norma de reação** (Fig. 6.13).

Algumas normas de reação são uma simples consequência da influência do ambiente físico sobre os processos da vida. O mesmo genótipo pode resultar em diferentes fenótipos sob diferentes condições. A energia térmica, por exemplo, acelera a maioria dos processos da vida. Esta resposta ao calor explica por que as lagartas da borboleta-rabo-de-andorinha (*Papilio canadensis*) crescem mais rápido em temperaturas mais altas. A relação entre a temperatura e a taxa de crescimento do indivíduo descreve a norma de reação da taxa de crescimento em relação à temperatura para aquele indivíduo. Contudo, os indivíduos da mesma espécie da borboleta do Michigan e do Alasca apresentam relações diferentes entre a taxa de crescimento e a temperatura (Fig. 6.14). Em um experimento, larvas das populações do Alasca cresceram mais rapidamente do que as do Michigan em baixas temperaturas, e as larvas do Michigan cresceram mais rapidamente do que as das populações do Alasca em altas temperaturas, como se poderia prever das temperaturas tipicamente encontradas em seus ambientes durante a estação de crescimento. Esta descoberta indica que as normas de reação podem ser modificadas pela evolução para aprimorar o desempenho sob as condições específicas passadas por uma população como mostrado diagramaticamente na Fig. 6.15.

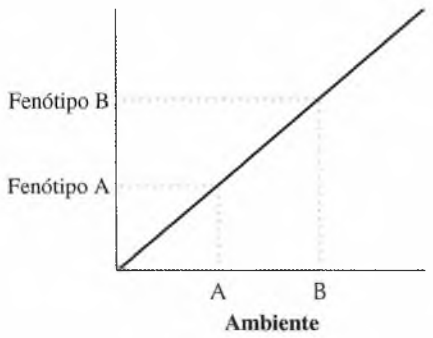


FIG. 6.13 Uma norma de reação é observada no relacionamento entre o fenótipo e o ambiente. O gráfico mostra a norma de reação de um único genótipo para diversos ambientes. As condições de cada ambiente (por exemplo, A ou B) produzem uma característica fenotípica.

Aclimatação

Desenvolver um pelo mais grosso no inverno, produzir folhas menores durante a estação seca, aumentar o número de células vermelhas no sangue em maiores altitudes, produzir enzimas com diferentes ótimos de temperatura ou gorduras que permanecem fluidas em diferentes temperaturas — todas estas são formas de plasticidade fenotípica adaptativa denominadas de **aclimatação**. A aclimatação pode ser pensada como uma mudança no intervalo de variação das tolerâncias fisiológicas de um indivíduo. A estrutura do corpo e a máquina metabólica são de fato modificadas para desempenharem melhor sob as novas condições de temperatura ou disponibilidade de água, ou elevação. Tais modificações às vezes exigem dias ou semanas. Assim, a aclimatação é realmente útil em resposta às mudanças sazonais e outras mudanças persistentes nas condições. A aclimatação é reversível, e assim permite aos organismos acompanhar as subi-

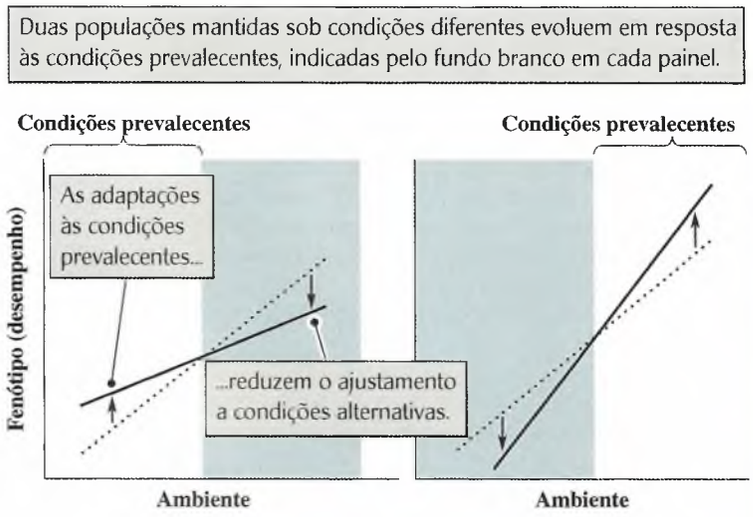


FIG. 6.15 A norma de reação pode ser modificada pela evolução. A norma de reação pode divergir quando duas populações da mesma espécie existem por longos períodos sob condições diferentes. Normalmente um aumento no desempenho sob as condições prevalecentes (indicadas pelo fundo branco em cada painel) é acompanhado por uma redução no desempenho quando os indivíduos são expostos a condições fora do intervalo normal da população.

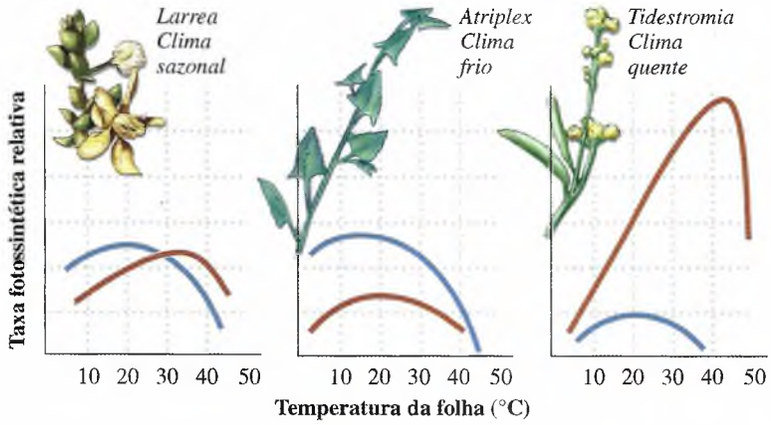


FIG. 6.16 A capacidade de uma espécie para aclimatação pode refletir o intervalo de condições de seu ambiente. A taxa fotossintética em função da temperatura da folha é apresentada para três espécies de plantas (gêneros *Larrea*, *Atriplex* e *Tidestromia*) mantidas a 20°C (linha azul) e a 45°C (linha vermelha). De P. W. Hochachka e G. N. Somero, *Biochemical Adaptation*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1984); segundo O. Bjorkman, M. R. Badger, e P. A. Arnold, em N. C. Turner e P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, Wiley, Nova York (1980), pp. 231–249.

das e descidas de seus ambientes. Enquanto a mudança ambiental persiste, a aclimatação é uma boa estratégia. Contudo, um aumento da tolerância em um extremo frequentemente traz redução da tolerância em outro.

Produzindo diferentes formas de enzimas e outras moléculas com diferentes ótimos de temperatura, os animais e as plantas podem ajustar seus mecanismos em resposta às condições ambientais prevalecentes, como descrito no Capítulo 3. A *Larrea divaricata* (arbusto de creosoto) habita desertos subtropicais no oeste da América do Norte e mantém uma atividade fotossintética durante os invernos frios assim como nos verões quentes. Em resposta às mudanças das temperaturas, estas plantas mudam seu ótimo de temperatura com as estações (Fig. 6.16). Quando determinadas plantas são aclimatadas em diferentes temperaturas numa estufa e então testadas numa ampla gama de temperaturas, a taxa fotossintética máxima atinge o mesmo nível nas plantas aclimatadas a 20°C e a 45°C, mas as plantas aclimatadas a 20°C não desempenham bem a 45°C, assim como as plantas aclimatadas àquela temperatura, e vice-versa. Nestas plantas, a aclimatação parece resultar de mudanças da viscosidade das membranas diretamente envolvidas com a fotossíntese. Estas mudanças são ocasionadas por deslocamentos nas vias fotossintéticas para os ácidos graxos que formam os lipídios da membrana, refletindo os aumentos ou decréscimos na expressão dos genes que codificam as enzimas envolvidas nestes processos.

A capacidade de aclimatação de um organismo frequentemente reflete o intervalo de condições existentes em seu ambiente natural. Quando o ambiente é relativamente constante, não esperamos que os organismos desenvolvam capacidade de responder fortemente a variações ambientais ou tolerar condições que difiram da norma. A evolução favorece projetos econômicos, e a capacidade de responder a mudanças ambientais impõe um custo para o organismo. Algumas plantas que passam por intervalos estreitos de temperatura através do ano têm uma plasticidade fenotípica limitada. A *Atriplex glabriuscula* é uma espécie de arbusto nativo das regiões costeiras frias da Califórnia, onde as temperaturas durante a estação de crescimento raramente excedem 20°C. Diferente de *Larrea*, se a *Atriplex* for mantida a

40°C numa estufa, ela não aumenta sua taxa fotossintética em temperaturas altas (Fig. 6.16), embora possa responder a temperaturas altas de outras formas. As mudanças fisiológicas que ocorrem durante a aclimatação a altas temperaturas também fazem com que os arbustos se saiam menos bem em temperaturas mais baixas. Por outro lado, a espécie *Tidestromia oblongifolia* se aclimata fracamente às baixas temperaturas. Manter por muito tempo esta planta em temperaturas baixas reduz sua taxa fotossintética sobre uma ampla gama de temperaturas. As respostas de *Atriplex* à manutenção sob altas temperaturas e a de *Tidestromia* sob baixas temperaturas parecem ser respostas de estresse generalizadas que propiciam aos indivíduos sobreviver em condições extremas, em vez de mecanismos que efetivamente alarguem o intervalo de condições sob os quais possam se manter ativos. Está claro também que as plantas vivendo sob ambientes diferentes desenvolvem diferentes capacidades de responder às mudanças ambientais.

Respostas de desenvolvimento irreversíveis

Quando determinadas condições persistem por longos períodos, o ambiente pode influenciar o desenvolvimento do indivíduo de forma a modificar seu tamanho ou outros atributos por longos períodos, até mesmo por todo o resto de sua vida. Estas mudanças são denominadas de **respostas de desenvolvimento**. Um exemplo notável é a coloração do gafanhoto africano *Gastrimargus africanus*. É importante que a cor destes insetos combine com a cor de seu ambiente se eles querem evitar a detecção pelos predadores. Nos habitats tropicais com precipitação sazonal, a entrada da estação úmida estimula o crescimento de uma luxuriante vegetação verde. Durante a primeira parte da estação seca, esta vegetação fica marrom e morre, frequentemente expondo a terra marrom avermelhada. À medida que a estação seca se intensifica, os incêndios varrem o chão em grandes áreas. Consequentemente, há uma progressão da cor do fundo regular sazonal no ambiente, do verde para o marrom, para o preto, e do preto para o verde novamente. A maioria dos gafanhotos completam seus ciclos de vida numa única estação, e assim nos *habitats* onde a progressão de cor ocorre, os sistemas de pigmentação na epiderme se desenvolvem de tal modo que as ninfas e os adultos combinem a sua cor com a cor do fundo de seu ambiente (Fig. 6.17).

Respostas ao desenvolvimento geralmente não se revertem; uma vez fixadas durante o desenvolvimento, permanecem imutáveis para o resto da vida de um indivíduo (ou estágio de desenvolvimento específico). Nas populações de algumas espécies de pulgas-de-água, indivíduos jovens que sobrevivem à exposição aos predadores desenvolvem cascas duras e grandes sob suas cabeças (chamadas de capacetes) e longas caudas pontudas (Fig. 6.18). Naturalmente, estas estruturas dissuadem os predadores e contribuem para sua sobrevivência, mesmo que custem caro em termos tanto de material necessário para construir o capacete quanto para a eficiência de alimentação da própria pulga-de-água. Este tipo de desenvolvimento de plasticidade fenotípica que produz uma estrutura persistente é contudo útil porque é provável que uma determinada poça contenha predadores, ou não contenha, por toda uma estação de crescimento.

Interação genótipo–ambiente

A estrutura genética de um indivíduo e seu ambiente interagem para determinar seu fenótipo. Quando as normas de reação de dois genótipos se cruzam para algum aspecto de desempenho, então os indivíduos com cada genótipo desempenham melhor

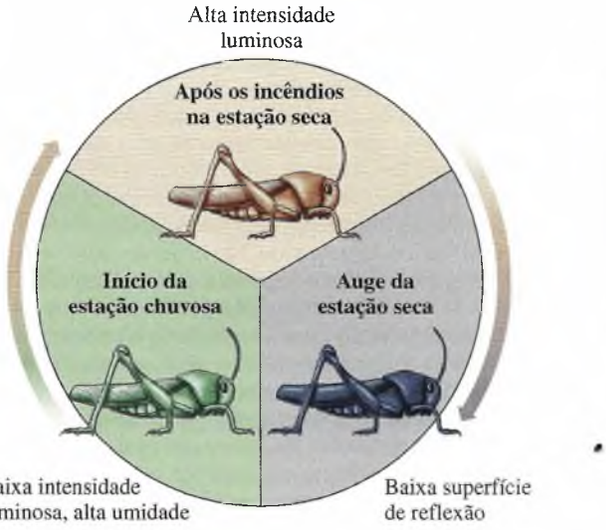


FIG. 6.17 Respostas irreversíveis do desenvolvimento podem adaptar os organismos às condições ambientais. A coloração epidérmica do gafanhoto *Gastrimargus africanus* se desenvolve diferentemente sob condições sazonais diferentes. A coloração destes gafanhotos respondeu às condições de laboratório projetadas para imitar a luz e a umidade ocorridas durante a estação úmida (verde), estação seca (marrom) e após uma queimada (preto). A cor só pode ser alterada durante a muda entre cada fase do crescimento, quando uma nova epiderme é formada. Segundo C. H. Fraser Rowell, *Anti-locust Bull.* 47:1–48 (1970).

FIG. 6.18 Pulgas-de-água imaturas expostas a predadores desenvolveram estruturas defensivas. A pulga-de-água (*Daphnia lumholtzi*), na esquerda, desenvolveu um capacete protetor e uma longa cauda pontuda. O indivíduo da direita não foi exposto a predadores e não desenvolveu estas estruturas. Fotografia de LaForsch/Tollrian.

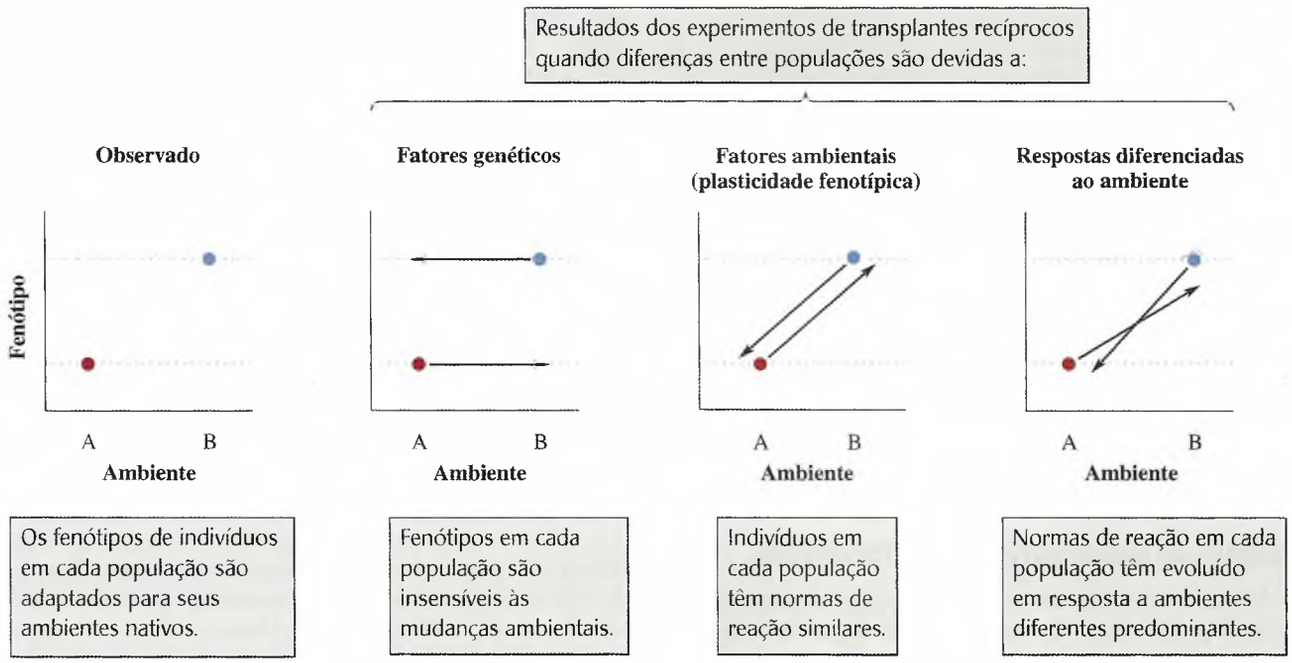


FIG. 6.19 Experimentos de transplante recíproco são utilizados para investigar a causa de diferenças entre as populações. Os resultados dos experimentos de transplante recíproco mostram diferentes padrões dependendo se as diferenças fenotípicas entre as populações são determinadas somente por fatores genéticos, somente por fatores ambientais (plasticidade fenotípica) ou por reações de norma que tenham diferenciado as populações. As setas indicam o transplante de indivíduos de um ambiente para outro, bem como as mudanças nos fenótipos.

num ambiente e pior em outro, como no caso da borboleta-rabo-de-andorinha (veja a Fig. 6.14). Esta relação é denominada de **interação genótipo–ambiente** porque cada genótipo responde diferentemente às variações ambientais.

Se as diferenças entre as populações são devidas às diferenças genéticas, plasticidade fenotípica ou interações genótipo–ambiente, isso pode ser frequentemente revelado por **experimentos de transplante recíproco**. Os estudos de transplante comparam os genótipos observados dos indivíduos mantidos no seu ambiente nativo com aqueles dos indivíduos transplantados para o ambiente diferente (Fig. 6.19). Transplantes recíprocos envolvem a troca de indivíduos entre duas localidades. Quando os valores fenotípicos dos indivíduos nativo e transplantado são os mesmos, concluímos que os atributos de interesse estão geneticamente determinados — isto é, que os valores dos atributos refletem a população de origem (genótipo) em vez das condições locais (ambiente). Quando os valores de atributos refletem onde um indivíduo vive (ambiente) em vez do lugar de onde ele vem (genótipo), então os resultados do experimento são consistentes com a plasticidade fenotípica. Quando a resposta do indivíduo ao ambiente depende de onde ele vem, então os valores de atributos refletem as interações genótipo–ambiente.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Um experimento de transplante recíproco. Peter Niewiarowski e Willem Roosenberg transplantaram jovens lagartos-de-cerca (*Sceloporus undulatus*) entre as áreas de pinheiro pobres em nutrientes de Nova Jersey e as pradarias de gramíneas altas, ricas em nutrientes, em Nebraska. O efeito da troca sobre as taxas de crescimento dos lagartos revelaram tanto determinação genética quanto plasticidade fenotípica (Fig. 6.20). Os lagartos de Nebraska se desenvolveram cerca de duas vezes mais rápido do que os lagartos de Nova Jersey em seus ambientes nativos. Quando os lagartos de Nebraska foram transplantados para Nova Jersey, suas taxas de crescimento caíram pela metade — para o nível de Nova Jersey. Por outro lado, os lagartos de Nova Jersey não cresceram mais rápido em Nebraska.

Uma interpretação simples destes resultados é que os recursos para o crescimento são consistentemente mais escassos em Nova Jersey do que em Nebraska, e que os lagartos de Nebraska transplantados para Nova Jersey não conseguiram obter recursos rápido o bastante para sustentar suas taxas de crescimento naturais. Aparentemente, os lagartos de Nova Jersey têm uma taxa de crescimento geneticamente regulada que é adaptada para um nível baixo de recursos. Isto é, eles perderam a capacidade de modificar suas taxas de crescimento individuais em resposta a níveis de recurso mais alto — níveis que provavelmente encontram mais raramente, se é que encontram.

É justo perguntar se o crescimento mais lento dos lagartos de Nebraska sob as condições de Nova Jersey é adaptativo ou meramente uma consequência de recursos reduzidos e condições mais estressantes. Se seu crescimento mais lento for um exemplo de plasticidade fenotípica adaptativa, isso reduziria os efeitos negativos da mudança ambiental sobre seu ajustamento. Isto é, esperaríamos uma adaptação para compensar de alguma forma benéfica a mudança nas condições ambientais. Isto permanece uma questão aberta no caso dos lagartos-de-cerca em Nova Jersey. O estudo mostra, contudo, que os organismos podem ter pouco controle sobre suas taxas de crescimento sob condições ruins. Se os recursos não estão disponíveis, então os indivíduos não podem crescer rapidamente e atingir um tamanho maior. Contudo, outros aspectos de suas vidas podem ser modificados em resposta ao desempenho de crescimento para compensar seu pequeno tamanho.

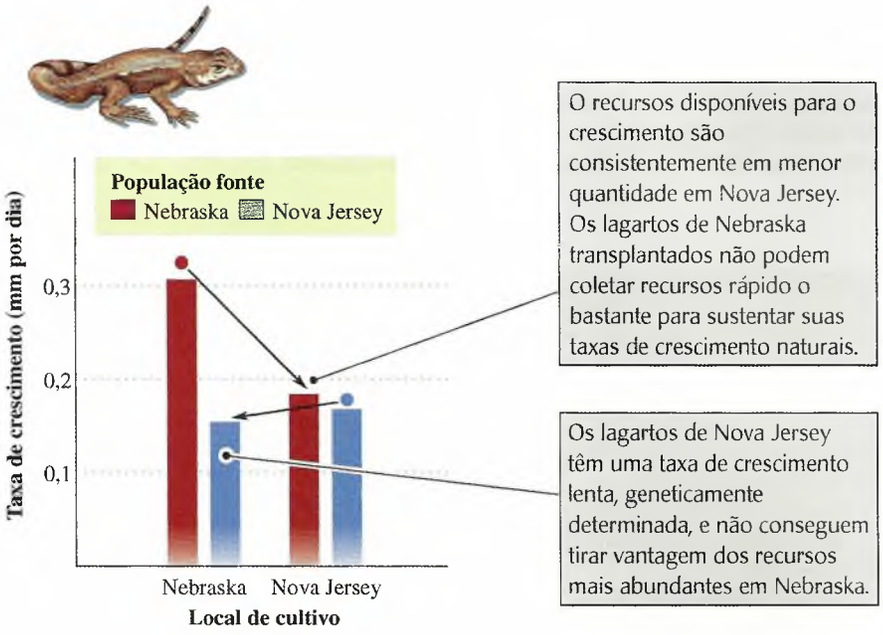


FIG. 6.20 As taxas de crescimento dos lagartos-de-cerca revelam a determinação genética e a plasticidade fenotípica. Lagartos-de-cerca (*Sceloporus undulatus*) imaturos de populações no Nebraska e Nova Jersey foram trocados em um experimento de transplante recíproco. As setas indicam as respostas de crescimento de populações transplantadas. Dos dados de P. H. Niewiarowski e W. Roosenberg, *Ecology* 74:1992–2002 (1993).

MAIS NA REDE *Ecótipos e Normas de Reação.* A resposta da mil-folhas à variação nas condições de crescimento foi estudada num experimento de transplante recíproco.

MAIS NA REDE *A Plasticidade Fenotípica e os Mecanismos Contrastantes de Crescimento e Reprodução em Animais e Plantas.* A organização modular de plantas permite a elas responder aos desafios da herbivoria e às mudanças na luz e nos nutrientes via crescimento diferencial de raízes e ramos.

MAIS NA REDE *Taxa de Resposta Fenotípica.* Os mecanismos que os organismos usam para responder ao seu ambiente, como mostrado pelo exemplo de polimorfismo do comprimento de asa dos alfaiates (*Gerris remigis*), devem se combinar com o padrão das mudanças ambientais.

RESUMO

1. Através do processo da evolução, os atributos das populações são gradualmente ajustados às mudanças ambientais. Os organismos também podem responder individualmente a essas mudanças.

2. O genótipo inclui todos os fatores genéticos que determinam a estrutura e o funcionamento de um indivíduo. O fenótipo é a expressão externa do genótipo. O fenótipo pode também responder diretamente à variação do seu ambiente.

3. Os atributos fenotípicos com variação contínua resultam da expressão de muitos genes influenciando com uma única característica, como o tamanho do corpo.

4. A evolução pela seleção natural ocorre quando os fatores genéticos influenciam a sobrevivência e o sucesso reprodutivo. A evolução é a consequência direta da existência de variação herdada do ajustamento de uma população. As características genéticas dos indivíduos que atingem um sucesso reprodutivo maior aumentam em frequência de geração para geração.

5. Quando a seleção é forte, uma resposta evolutiva pode ocorrer em poucas gerações, dado que os genes que transportam um ajustamento maior estejam presentes na população.

6. A seleção natural pode ser estabilizadora, direcional ou disruptiva. A seleção estabilizadora mantém fenótipos médios ou ótimos numa população. A direcional desloca o fenótipo em direção a um novo ótimo.

7. Quando os indivíduos com fenótipos extremos têm maior ajustamento, a seleção pode ser disruptiva. A seleção disruptiva aumenta a variação genética e fenotípica e pode criar uma distribuição bimodal de fenótipos de uma população.

8. A evolução do melanismo em populações da mariposa-de-pimenta (*Biston betularia*) ilustra a seleção natural e a resposta evolutiva num curto período de tempo.

9. O ramo da Ecologia conhecido como Genética Populacional tem produzido modelos matemáticos que nos permitem prever mudanças nas sequências dos genes.

10. Os organismos individuais podem responder às mudanças em seus ambientes alterando seu comportamento, fisiologia ou morfologia. Por exemplo, os animais selecionam *micro-habitats* cujas condições físicas situam-se dentro de um intervalo conveniente, dessa forma otimizando sua relação com o ambiente.

11. A capacidade do fenótipo em responder ao ambiente é denominada de plasticidade fenotípica. A relação observada entre o fenótipo do indivíduo e seu ambiente é chamada de norma de reação.

12. A aclimatação é uma mudança no intervalo de tolerâncias fisiológicas de um indivíduo para responder às mudanças do ambiente. Ela envolve mudanças reversíveis na estrutura ou nas vias metabólicas. Tais mudanças exigem períodos mais longos (normalmente dias ou semanas) do que as mudanças comporta-

mentais. A aclimatação representa um papel proeminente nas respostas de organismos de vida longa às mudanças sazonais.
13. Condições ambientais diferentes durante o desenvolvimento podem levar a características diferentes, estruturas e aparências irreversíveis. Tais respostas de desenvolvimento resultam da interação entre o organismo e seu ambiente durante seu crescimento.
14. Normas de reação diferentes em populações de ambientes diferentes resultam de interações genótipo–ambiente, que mostram que a plasticidade fenotípica é sujeita à mudança evolutiva para beneficiar os indivíduos em seus ambientes específicos.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que é essencial que os atributos sejam herdados para ocorrer evolução?
2. O inseticida DDT foi amplamente usado para controlar os mosquitos que transportam a malária. Como você explicaria o fato de que muitas populações de mosquitos são agora resistentes ao DDT?
3. Quais são as fontes de variação genética e por que a variação genética é importante para a evolução?
4. Compare e confronte a evolução por seleção artificial com a evolução por seleção natural.
5. Como as seleções estabilizadora e disruptiva afetam a magnitude da variação fenotípica de uma geração para a próxima?
6. Suponha que uma mudança ambiental rápida — por exemplo, causada por atividades humanas — exerça uma seleção muito forte sobre uma população. Confronte as mudanças que se poderia observar nas frequências dos alelos e no tamanho da população.
7. A carriça-do-cacto orienta seus ninhos numa certa direção durante os meses frios da primavera, mas numa direção diferente durante os meses quentes do verão. O que esta observação sugere sobre esses tipos de atributos que a seleção causou durante a evolução deste comportamento?
8. Por que os organismos que vivem em ambientes variáveis têm mais probabilidade de ter desenvolvido atributos fenotipicamente plásticos do que os organismos que vivem em ambientes relativamente constantes?

LEITURAS SUGERIDAS

Dodson, S. 1989. Predator-induced reaction norms. *BioScience* 39:447–452.
Majerus, M. E. N. 1998. *Melanism: Evolution in Action.* Oxford University Press, Oxford, New York.
Palumbi, S. R. 2001. *The Evolution Explosion: How Humans Cause Rapid Evolutionary Change*. Norton, New York and London.
Quayle, H. J. 1938. The development of resistance to hydrocyanic acid in certain scale insects. *Hilgardia* 11:183–210.
Ricklefs, R. E., and F. R. Hainsworth. 1968. Temperature dependent behavior of the cactus wren. *Ecology* 49:227–233.
Schlichting, C. D., and M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: Size, shape and habitat use efficiency. *Ecology* 74:699–709.
Via, S., et al. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10:212–217.
Zuk, M., J. T. Rotenberry, and R. M. Tinghitella. 2006. Silent night: Adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters* 2:521–524.

CAPÍTULO 7

As Histórias de Vida e o Ajustamento Evolutivo

O fato notável sobre o sucesso reprodutivo é que o resultado final é sempre aproximadamente o mesmo. Isto é, cada indivíduo, em média, produz um filhote que vive para reproduzir. Isso deve ser assim, porque de outra forma as populações ou rapidamente diminuiriam até a extinção devido à falha dos indivíduos em se substituírem, ou eles cresceriam sem limite.

Contudo, as formas como os organismos crescem e produzem filhotes variam em todos os caminhos imagináveis. Uma fêmea de salmão, após nadar rio acima cerca de 5.000 km do seu ambiente de alimentação no Oceano Pacífico até o delta de um rio costeiro na Colúmbia Britânica, enfrenta outros 1.000 km rio acima na sua jornada até a área de reprodução. Lá então ela deposita milhares de ovos e em seguida morre, pois seu corpo está exaurido pelo esforço. Uma fêmea africana de elefante produz um único filhote em períodos de tempo de vários anos, devotando um intenso cuidado com o seu filhote até que ele esteja crescido o bastante para lidar com o mundo dos elefantes (Fig. 7.1). Os sabiás começam a se reproduzir quando têm 1 ano de idade, e podem produzir diversas ninhadas de três ou quatro filhotes por ano, mas raramente vivem além de 3 ou 4 anos. Os petréis-de-tormenta, que são aves marinhas do tamanho de sabiás, não começam a se reproduzir até que tenham cerca de 4 ou 5 anos de idade, e produzem no máximo um único filhote por ano, mas podem viver por cerca de 30 ou 40 anos.

A cronologia da vida de um indivíduo — idade, maturidade, número de filhotes, duração de vida — constitui o que os ecólogos chamam de **história de vida** do indivíduo. Com efeito, as histórias de vida incluem todas as adaptações comportamentais e fisiológicas dos organismos, e todas as respostas individuais dos organismos aos seus ambientes, porque tudo isso em última instância contribui para o sucesso reprodutivo. As histórias de vida são fenômenos complexos influenciados pelas condições físicas, suprimento de alimentos, predadores, e outros aspectos do ambiente, e restringidos pelo projeto geral de forma corporal e pelo estilo de vida do indivíduo.

FIG. 7.1 Os organismos diferem em seu grau de investimento parental. As mães dos elefantes produzem um filhote de cada vez e cuidam dele por muitos anos. Fotografia de R. E. Ricklefs.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As negociações na alocação de recursos proporcionam uma base para a compreensão das histórias de vida
- As histórias de vida variam ao longo de um *continuum* lento–rápido
- As histórias de vida equilibram as demandas entre a reprodução atual e a futura
- Organismos semélparos reproduzem-se uma vez e então morrem
- A senescência é um declínio na função fisiológica com o aumento da idade
- As histórias de vida respondem às variações no ambiente
- As histórias de vida individuais são sensíveis às influências do ambiente
- Os animais forrageiam de modo a maximizar seu ajustamento

Como vimos, os organismos são geralmente mais bem adaptados às condições de seus ambientes. Suas formas e funções são influenciadas por fatores físicos e biológicos, ambos através de respostas evolutivas das populações e de respostas comportamentais e fisiológicas dos indivíduos às variações temporais e espaciais em seus ambientes. Tenham as modificações de forma e função resultado de uma evolução ou de respostas individuais, presumimos que são adaptativas e que aumentam o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A combinação da cor das mariposas-de-pimenta e dos gafanhotos com o fundo de seus ambientes faz sentido quando se compreende que esses insetos são comidos por predadores que caçam visualmente. As histórias de vida, também, são formadas pela seleção natural. A história de vida de um organismo representa uma solução para o problema da alocação limitada de tempo e recursos de forma a se atingir um sucesso reprodutivo máximo.

Durante décadas, os ecólogos usaram a observação, a modelagem matemática e a experimentação para explorar por que as histórias de vida diferem tanto entre as espécies. As aves canoras nos Trópicos, por exemplo, depositam menos ovos de cada vez (2 ou 3, em média) do que os seus semelhantes, que se reproduzem nas latitudes mais altas (geralmente de 4 a 10, dependendo da espécie) (Fig. 7.2). Em 1947, David Lack, da Universidade de Oxford, foi a primeira pessoa a reconhecer que estas diferenças na estratégia reprodutiva tinham evoluído em resposta às diferenças entre os ambientes tropical e temperado. Lack reconheceu que as aves poderiam aumentar seu sucesso reprodutivo global, e assim seu ajustamento evolutivo, aumentando o tamanho de suas ninhadas, a menos que uma sobrevivência reduzida dos filhotes em grandes ninhadas compensasse esta vantagem. Ele presumiu que a capacidade dos adultos em coletar alimento para seus filhotes era limitada e, correspondentemente, que os filhotes de grandes ninhadas, onde muitas bocas famintas clamavam pela comida trazida pelos pais, seriam subnutridos e sobreviveriam de forma fraca. Lack notou, além disso, que na temperatura das latitudes árticas as aves têm dias mais longos nos quais coletam alimento durante o verão, quando produzem seus filhotes. Portanto, faz sentido que as aves nessas latitudes possam produzir mais filhotes do que as que se reproduzem nos trópicos, onde o comprimento do dia permanece próximo a 12 horas o ano todo.

Lack fez três importantes colocações. Primeiro, ele estabeleceu que devido aos atributos da história de vida, como o número de ovos numa ninhada (conjunto de ovos depositados juntos no ninho), contribuírem para o sucesso reprodutivo, eles também influenciam o ajustamento evolutivo. Segundo, demonstrou que as histórias de vida variam consistentemente em relação aos fatores do ambiente, como o comprimento do tempo disponível para alimentar os filhotes. Esta observação sugeriu que os atributos da história de vida são moldados pela seleção natural. Terceiro, ele propôs uma hipótese que poderia ser testada num experimento.

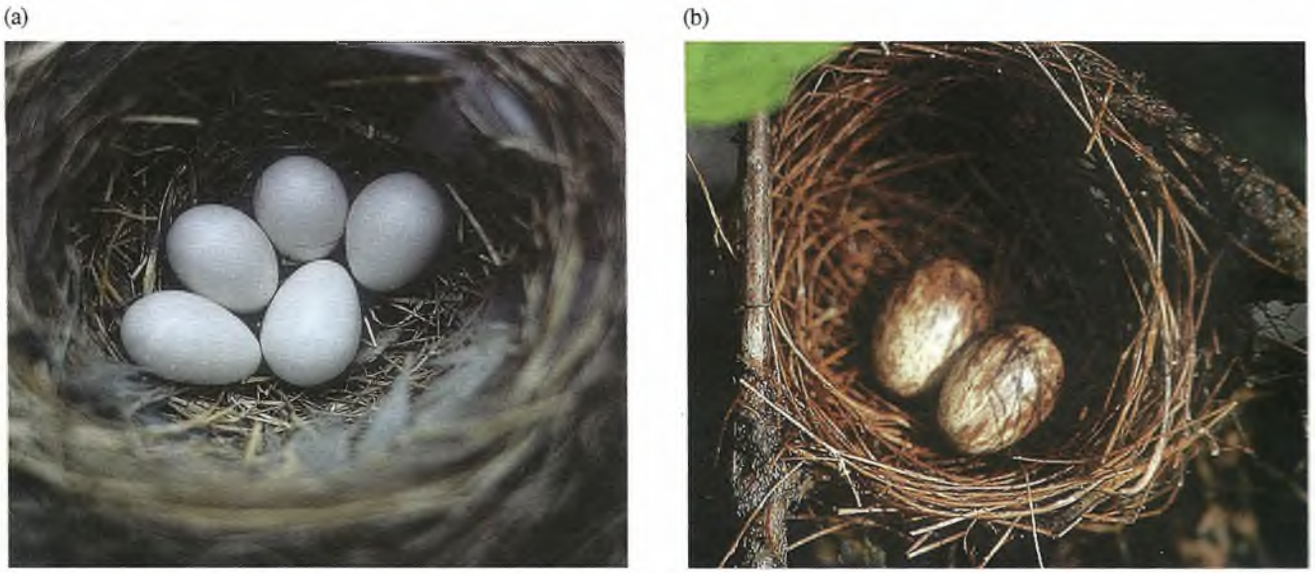


FIG. 7.2 Os organismos diferem no número de filhotes que produzem. As aves que se reproduzem em altas latitudes tipicamente depositam ninhadas maiores de ovos do que as espécies tropicais. (a) Esta ninhada de cinco ovos foi posta por uma escrevedeira-das-neves (*Plectrophenax nivalis*) do Alasca. (b) Esta ninhada de dois ovos foi posta por um dançador-de-coroa-encarnada (*Pipra mentalis*) do Panamá. Fotografia de R. E. Ricklefs.

No caso do tamanho da ninhada, Lack sugeriu que o número de filhotes que os pais podem reproduzir é limitado pelo suprimento de comida. Para testar esta ideia, poder-se-ia adicionar ovos aos ninhos para criar ninhadas e filhotes em maior número. De acordo com a hipótese de Lack, os pais poderiam ser incapazes de criar filhotes adicionais porque não conseguiriam obter o alimento adicional exigido por uma ninhada maior.

Este experimento foi conduzido muitas vezes ao longo das últimas décadas, normalmente com o resultado previsto por Lack. Por exemplo, o ecólogo sueco Gören Hogstedt manipulou o tamanho das ninhadas de corvídeos europeus transportando ovos entre os ninhos, aumentando algumas ninhadas e reduzindo o tamanho de outras. Seus resultados mostraram que as aves produzem uma ninhada que corresponde ao número máximo de filhotes que um casal pode criar até o ponto no qual eles deixam o ninho, quando está emplumado. Tanto tirar quanto colocar ovos resultou em menor número de filhotes *emplumados* (Fig. 7.3), exatamente como Lack tinha previsto.

Como a evolução tende a aumentar o ajustamento médio dos indivíduos numa população, você poderia se perguntar por que as populações não aumentam continuamente de número, até mesmo numa taxa cada vez mais rápida, à medida que a evolução aprimora a combinação do *pool* genético ao ambiente. A resposta é que a seleção favorece os indivíduos com o maior ajustamento *relativo aos outros indivíduos da mesma população*. A evolução é uma propriedade de uma única população, mas outras populações estão também evoluindo para explorar seus recursos alimentares ou para evitar serem pegas pelos seus predadores. Consequentemente, as relações entre espécies são mantidas mais ou menos em equilíbrio pela evolução que ocorre dentro de cada uma das populações, e nenhuma espécie ganha uma vantagem, em média, a longo prazo. Retornaremos à regulação do tamanho da população mais adiante neste livro. Neste capítulo, nos focalizaremos nos fatores que moldam as histórias de vida dos organismos.

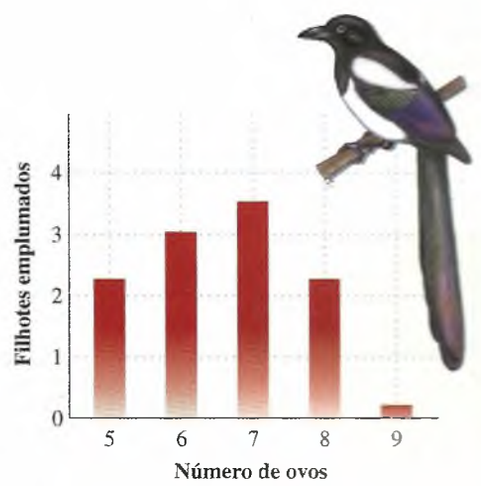


FIG. 7.3 O tamanho da ninhada reflete o número máximo de filhotes que os pais conseguem criar. O tamanho médio de ninhada da pega-rabuda europeia (*Pica pica*) de sete ovos foi manipulado adicionando-se ou removendo-se ovos das ninhadas para fabricar ninhadas de cinco a nove ovos. O tamanho de ninhada mais produtivo foi o de sete ovos. Segundo G. Hogstedt, *Science* 210:1148–1150 (1980).

As negociações na alocação de recursos proporcionam uma base para a compreensão das histórias de vida

Os organismos têm um tempo, energia e nutrientes limitados à sua disposição. As modificações adaptativas na forma e função ou aumentam os recursos disponíveis aos indivíduos, ou permitem a eles usar aqueles recursos para seu melhor benefício. Mui-

tas destas modificações envolvem **compromissos**, significando que o tempo, a energia ou os materiais destinados à estrutura do corpo, às funções fisiológicas ou ao comportamento não podem ser alocados para outra coisa. Portanto, as adaptações de um organismo devem resolver os problemas da **alocação**: dados tempo e recursos limitados, como podem os organismos usá-los melhor para atingir o seu ajustamento máximo possível?

As soluções práticas para o problema da alocação dependem de como uma mudança em qualquer dada estrutura ou função afeta o ajustamento do indivíduo. Quando a modificação de um atributo influencia diversos componentes de sobrevivência e reprodução, e este é normalmente o caso, a evolução daquele atributo pode ser compreendida somente através da consideração da estratégia de toda a sua história de vida. Por exemplo, um aumento no número de sementes produzido por uma árvore de carvalho pode contribuir para o ajustamento pelo aumento no número de sementes. Mas esta modificação pode também reduzir a sobrevivência das plântulas (se o tamanho da semente for reduzido para produzir mais delas), a sobrevivência das árvores adultas (se recursos são desviados do crescimento da raiz para sustentar uma produção maior de sementes) ou a produção subsequente de sementes (se a produção de sementes em um ano reduzir o crescimento da árvore adulta, e portanto o tamanho, ou as reservas de nutrientes nos anos subsequentes.

De um ponto de vista evolutivo, os indivíduos existem para produzir descendentes com sucesso — tantos quantos forem possíveis. A reprodução envolve muitos problemas de alocação: quando começar a reproduzir, quantos filhotes produzir de cada vez, quanto cuidado devotar a eles. O modo pelo qual a resolução destes problemas influencia a reprodução e a sobrevivência do indivíduo em cada idade governa a evolução da história de vida. Cada história de vida tem muitos componentes, os mais importantes dos quais são a idade de **maturidade** — isto é, primeira reprodução; a **parição**, ou o número de episódios de reprodução; a **fecundidade**, ou o número de filhotes produzidos por episódio reprodutivo; e a **longevidade** (Fig. 7.4).

MAIS NA REDE *Limites Metabólicos*. Podem os organismos aumentar seu desempenho global sem ter que abrir mão de uma função em troca de outra?

As histórias de vida variam ao longo de um *continuum* lento–rápido

Os atributos da história de vida variam muito entre as diferentes espécies, e até mesmo entre as diferentes populações de uma mesma espécie. Dois pontos podem ser ressaltados sobre esta variação. Primeiro, os atributos da história de vida frequentemente variam consistentemente em relação ao *habitat* ou às condições do ambiente. O tamanho da semente, por exemplo, é geralmente maior entre as plantas da floresta do que entre as plantas do campo. Segundo, a variação em um atributo de história de vida está frequentemente correlacionada com uma variação em outros. Por exemplo, o número de filhotes produzidos a cada ano está positivamente correlacionado com a taxa de mortalidade adulta anual. Em consequência, as variações em muitas características de história de vida são organizadas juntas ao longo de um único *continuum* de valores.

Podemos nos referir a um extremo como a ponta "lenta" do espectro. Neste extremo, os organismos como os elefantes, albatrozes, tartarugas gigantes e árvores de carvalho apresentam uma vida longa, desenvolvimento lento, maturidade tardia, bai-

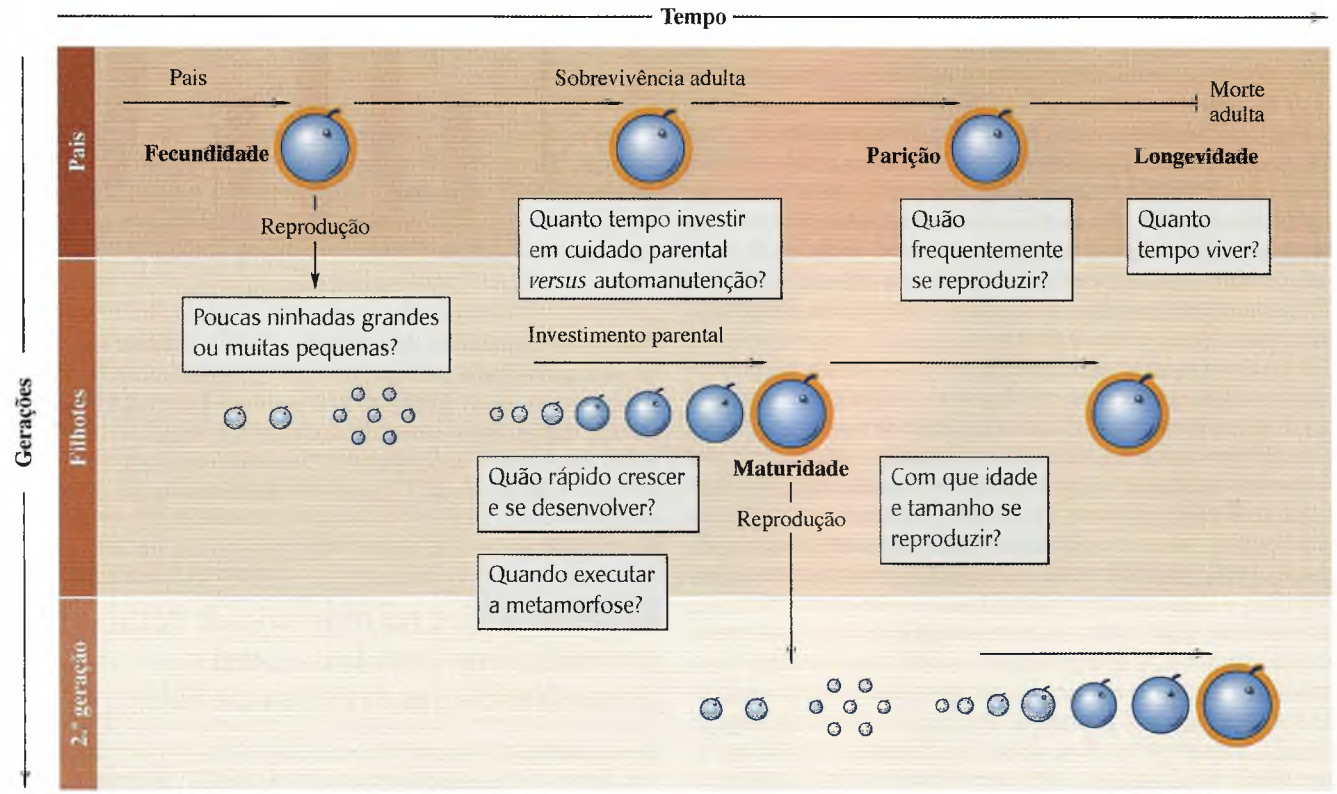


FIG. 7.4 A história de vida é governada pela solução dos problemas de alocação que influenciam a sobrevivência e a reprodução.

xa fecundidade e alto investimento parental. No extremo rápido do espectro estão os ratos, as moscas-de-fruta e as ervas, que apresentam características opostas de história de vida. A correlação entre mortalidade e fecundidade ao longo das espécies deve em parte refletir o fato de que, se as populações devem persistir, os nascimentos e as mortes, em média, devem se equilibrar. Além disso, contudo, estes atributos de história de vida podem ser modificados pela evolução.

O ecólogo vegetal inglês J. P. Grime enfatiza a relação entre os atributos de histórias de vida de plantas e certas condições ambientais. Ele imaginou a variação dos atributos de história de vida como situando-se entre três vértices extremos, como as pontas de um triângulo, e chamou as plantas com histórias de vida nestes extremos de "tolerantes", "ruderais" (ervas) e "competidoras" (Tabela 7.1). Como seus nomes denotam, as tolerantes vivem sob condições ambientais extremas. Elas crescem lentamente e conservam recursos. Como o estabelecimento de plântulas é difícil em ambientes estressantes, estas plantas se fiam fortemente em dispersão vegetativa. Onde as condições para o crescimento das plantas são mais favoráveis, as ruderais e as competidoras ocupam os extremos opostos de um espectro de perturbação de *habitat*. As ruderais, que colonizam fragmentos perturbados e *habitats*, apresentam um crescimento rápido, uma maturidade precoce, altas taxas de reprodução e sementes facilmente dispersadas. Estes atributos as capacitam a se reproduzirem rapidamente e dispersarem seus filhotes para outros sítios perturbados — "crescendo como ervas" — antes de serem bloqueados por competidores superiores. Os competidores tendem a crescer bastante, amadurecer em tamanhos grandes e apresentar longas durações de vida. A história de vida do competidor, portanto, exige um ambiente mais constante e previsível para o seu sucesso.

De modo mais geral, organismos maiores tendem a ter durações de vidas maiores e menores taxas reprodutivas do que os organismos menores. Este padrão é parcialmente uma função das consequências físicas e fisiológicas do tamanho do corpo e parcialmente o resultado de diferentes fatores ambientais que afetam os organismos grandes e pequenos. Por exemplo, pequenos organismos são mais frequentemente presas do que predadores, e um crescimento rápido e uma maturidade precoce são geralmente vantagens para escapar à predação. Além disso, como tão poucos filhotes de presas sobrevivem, a seleção favorece a produção de muitos filhotes pequenos, ao invés de um pequeno número de grandes filhotes.

MAIS NA REDE *A Alometria e as Consequências do Tamanho do Corpo para as Histórias de Vida.* A taxa metabólica, a fecundidade e a mortalidade tendem a diminuir com o aumento da massa corporal.

As histórias de vida equilibram as demandas entre a reprodução atual e a futura

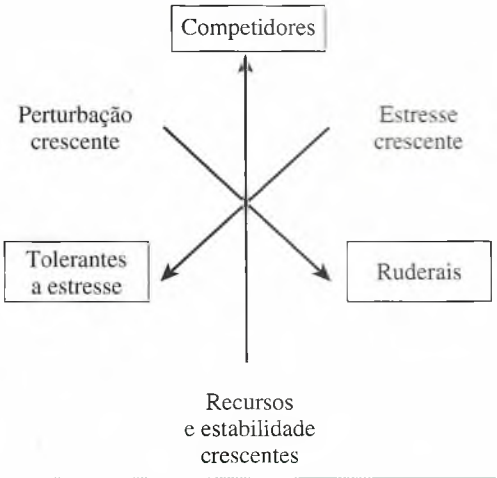
Os atributos de histórias de vida em certa extensão resultam de respostas fisiológicas, comportamentais e de desenvolvimento dos indivíduos, mas estas respostas têm restrições. Como vimos, uma história de vida representa a melhor solução para as necessidades conflitantes do organismo. Por exemplo, vigiar mais cuidadosamente os predadores consome tempo de alimentação e assim, enquanto esta tática pode aumentar a sobrevivência, o indivíduo que vigia pode produzir menos filhotes. Cada uma destas respostas afeta outros aspectos da vida de um indivíduo. Como a reprodução consome tempo e recurso de outras atividades e embute riscos, o investimento em filhotes geralmente diminui a sobrevivência dos pais. Em muitos casos, criar filhotes drena os recursos de um pai tanto que ele produzirá menos filhotes no futuro.

Uma história de vida otimizada é aquela que resolve os conflitos entre as necessidades competidoras de sobrevivência e reprodução para o máximo de vantagem do indivíduo em termos de seu ajustamento. O esforço crítico do estudo das histórias de vida tem sido devotado a compreender as consequências de mudar a alocação de tempo e recursos limitados para tais funções de competição.

ECÓLOGOS EM CAMPO **O custo do investimento parental no falcão-europeu.** Embora se acredite largamente que os compromissos entre as funções restrinjam as histórias de vida, demonstrar tais compromissos tem se mostrado difícil. Em alguns casos, a manipulação experimental de com-

TABELA 7.1 Histórias de vida típicas de plantas em ambientes com fatores seletivos diferentes

Competidores	Ruderais	Tolerantes a estresse
Ervas, arbustos ou árvores	Ervas, normalmente anuais	Liquens, ervas, arbustos ou árvores; normalmente perenes
Grandes, com taxa de crescimento potencial rápida	Taxa de crescimento potencial rápida	Taxa de crescimento potencial baixa
Reprodução em idade relativamente jovem	Reprodução em idade jovem	Reprodução numa idade relativamente tardia
Fração pequena para a produção de sementes	Fração grande de produção para sementes	Pequena fração da produção para sementes
Às vezes bancos de sementes, disseminação vegetativa importante	Bancos de sementes e/ou sementes muito dispersivas	Dispersão vegetativa importante



Fonte: J. P. Grime, *Plant Strategies and Vegetation Processes*, Wiley, Chichester (1979).

ponentes específicos do fenótipo desvela tais compromissos. Como vimos acima, ao adicionar ovos aos ninhos de aves, os pesquisadores podem aumentar entre filhotes a competição pelo alimento trazido pelos pais. Os filhotes com mais irmãos competindo crescem mais lentamente, e um número menor sobrevive até a idade adulta. Consequentemente, a produção de filhotes se dá normalmente em ninhadas de tamanho intermediário. Às vezes, contudo, ter mais bocas para alimentar estimula os pais a buscar com mais empenho alimentos para seus filhotes. Neste caso, uma ninhada artificialmente aumentada poderia resultar num sucesso reprodutivo maior, mas impõe um custo aos pais na forma de ninhadas futuras menores ou uma sobrevivência diminuída.

Cor Dijkstra, Serge Daan e seus colegas da Universidade de Groningen, na Holanda, conduziram estudos extensivos de ecologia e reprodução do falcão-europeu (*Falco tinnunculus*). Estes pequenos falcões procuram por ratos-de-pradaria e musaranhos em campos abertos, normalmente planando em voos altos. Assim, o forrageamento do falcão exige uma alta taxa de gasto energético, mas pequenos mamíferos são tão abundantes que casais de falcões normalmente podem pegar bastante presas para alimentar seus filhotes em poucas horas por dia. Os falcões depositam em média cinco ovos. Quando os filhotes em um ninho amostral tinham cerca de uma semana de idade, os pesquisadores removeram dois filhotes ou adicionaram dois filhotes, criando ninhadas artificialmente reduzidas ou aumentadas. Eles também deixaram algumas ninhadas inalteradas para controlar a perturbação causada pela própria manipulação. Os pais providos com filhotes adicionais trabalharam mais duro para alimentar suas ninhadas aumentadas, aumentando seu tempo de forrageamento e gasto energético.

Os frutos do investimento parental aumentado do falcão foram um aumento no número médio de filhotes emplumados bem-sucedidos por ninhada. Contudo, a despeito dos esforços aumentados de seus pais, os filhotes nas ninhadas aumentadas eram um tanto quanto subnutridos, e somente 81% sobreviveram até a plumagem, em comparação com 98% nas ninhadas de controle e reduzidas. Consequentemente, o investimento parental extra rendeu aos pais que trabalharam mais duro um acréscimo de apenas 0,8 filhote por ninho, e este ganho pode ter sido consumido por mortes posteriores de alguns dos emplumados subnutridos. Um aumento mais expressivo do investimento parental com ninhadas aumentadas foi visto na sobrevivência menor destes adultos na estação de reprodução seguinte (Fig. 7.5). Claramente, em algum ponto do investimento parental, a lei dos retornos decrescentes[1] se estabelece, um esforço parental adicional reduz a possibilidade de sucesso reprodutivo futuro mais do que ela aumenta o sucesso da atual ninhada.

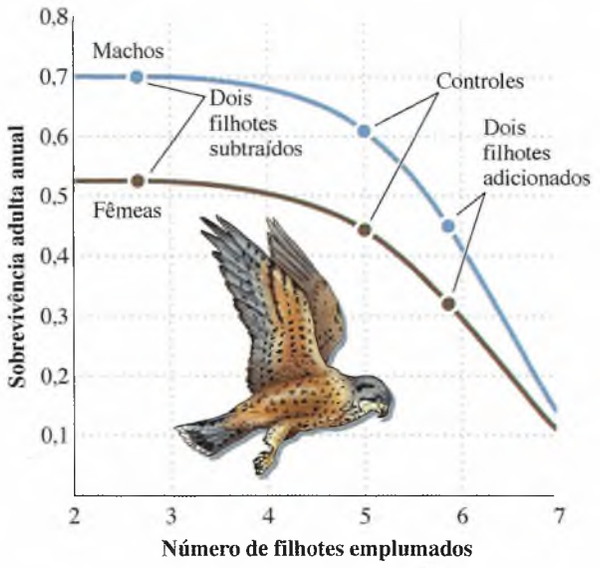


FIG. 7.5 O investimento parental afeta a sobrevivência dos pais. A taxa de sobrevivência anual de machos e fêmeas dos falcões-europeus (*Falco tinnunculus*) foi afetada pelo número de filhotes que eles criaram. Dos dados em C. Dijkstra et al., *J. Anim. Ecol.* 59:269–285 (1990).

A maioria dos problemas de alocação relacionados com as histórias de vida podem ser resumidos em termos de três questões: Quando deve um indivíduo começar a se reproduzir? Quão frequentemente ele deve se reproduzir? Quantos filhotes ele deve tentar produzir em cada episódio reprodutivo? A variação entre as espécies nestes atributos de história de vida ilustra as diferentes formas de resolver o conflito de demanda entre fecundidade, crescimento e sobrevivência — ou seja, entre a reprodução presente e a futura.

Idade da primeira reprodução

Quando deve um animal ou planta começar a se reproduzir? Os organismos de vida longa geralmente começam a se reproduzir numa idade superior à dos organismos de vida curta. Por exemplo, os adultos da maioria dos albatrozes têm taxas de sobrevivência muito altas, até 97% em algumas espécies, mas eles normalmente não se tornam sexualmente maduros até os dez anos de idade. Muitas pequenas aves canoras, com taxas de sobrevivência de somente 50% ao ano, reproduzem-se pela primeira vez com um ano de idade, ou menos. Por que isto é assim? Em qualquer idade, o indivíduo deve ou se reproduzir ou se abster da reprodução. Estas alternativas de história de vida equilibram os benefícios e os custos da reprodução numa determinada idade. Os benefícios aparecem como um aumento da fecundidade daquela idade. Os custos podem aparecer como sobrevivência reduzida em idades mais avançadas, ou uma fecundidade reduzida em idades mais avançadas. A seleção natural favorece a idade da maturidade que resulta no número máximo de filhotes ao longo do tempo de vida do indivíduo.

Considere o seguinte exemplo hipotético. Um tipo de lagarto cresce até atingir a maturidade sexual (um padrão denominado de **crescimento determinado**). Sua fecundidade varia na proporção direta do tamanho do seu corpo na maturidade. Suponha que o número de ovos que uma fêmea deposita por ano aumenta de 10 para cada ano que ela retarda a reprodução. Assim, os indivíduos que começam a se reproduzir no primeiro ano produzem 10 ovos por ano e o mesmo número a cada ano seguinte; os indivíduos cuja primeira reprodução é no segundo ano produzem 20 ovos por ano; os indivíduos no seu terceiro ano produzem 30 ovos; e assim por diante. Quando somamos o número total de ovos que uma fêmea deposita durante seu tempo de vida, encontramos que a idade ótima da maturidade — aquela que maximiza a reprodução de toda sua vida — varia na proporção direta da duração de vida (Tabela 7.2). Por exemplo, para um lagarto com uma duração de vida de três anos, amadurecer aos dois anos resulta na reprodução máxima total. Quando a duração de vida é de sete anos, quatro anos é a melhor idade para amadurecer.

[1]Uma lei da Economia que estabelece que o ganho adicional devido a um investimento adicional é progressivamente menor.

TABELA 7.2 Total de ovos produzidos por um indivíduo numa população hipotética em função da duração de vida e da idade da primeira reprodução

Idade da primeira reprodução (anos)	Duração de vida (anos)							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	**10***	**20**	30	40	50	60	70	80
2	0	**20**	**40**	**60**	80	100	120	140
3	0	0	30	**60**	**90**	**120**	150	180
4	0	0	0	40	80	**120**	**160**	**200**
5	0	0	0	0	50	100	150	**200**
6	0	0	0	0	0	60	120	180

*Negrito indica idades mais produtivas na primeira reprodução para uma dada duração de vida.

A otimização evolutiva das histórias de vida deve resolver o compromisso entre se reproduzir agora e sobreviver para se reproduzir mais tarde. Os indivíduos que retardam a reprodução evitam os riscos e as demandas por recursos na preparação para a reprodução, tais como a corte, a construção de ninhos e a migração para a área de reprodução. Presumivelmente, a experiência de vida ganha com a idade e também reduz os riscos associados com a reprodução. Ela também pode aumentar a eficiência de forrageamento e assim o número de filhotes que os pais podem prover. Todos estes fatores favorecem uma reprodução mais tardia. Os humanos são extremos em relação a isso, considerando que exigimos muitos anos para adquirir as habilidades físicas e sociais, e o conhecimento sobre o nosso ambiente (imagine que você é agora um caçador-coletor), exigidos para sermos adultos bem-sucedidos. Tendendo a compensar as vantagens da reprodução tardia, estão os fatores que reduzem a expectativa da reprodução futura. Estes fatores incluem altas taxas de predação, surgimento de senescência em idades avançadas e, para organismos com expectativa de vida de um único ano ou menos que vivem em ambientes sazonais, o fim da estação reprodutiva.

MAIS NA REDE *Histórias de Vida de Plantas Anuais e Perenes.* Por que algumas plantas devem crescer, se reproduzir e morrer em apenas uma estação enquanto outras persistem de um ano para outro?

O compromisso entre fecundidade e sobrevivência

Vimos que aumentar o número de filhotes produzidos hoje pode reduzir o número produzido amanhã. A seleção natural deve otimizar o compromisso entre a reprodução presente e a futura. Mas que fatores influenciam a resolução deste conflito? Nossa intuição nos diz que altas taxas de mortalidade para os adultos deveriam inclinar a balança a favor da reprodução precoce. Inversamente, quando a duração de vida é potencialmente longa, os adultos devem reduzir seu investimento nos filhotes atuais, de forma a não ameaçar a reprodução futura. Podemos demonstrar a veracidade desta ideia com uma prova simples.

Assumimos que os compromissos obedecem à lei dos retornos decrescentes, o que significa que um adulto pode aumentar sua fecundidade com um investimento reprodutivo adicional, mas os benefícios diminuem e os custos aumentam, a cada incremento adicional de esforço. O efeito dos retornos decrescentes é mostrado graficamente na Fig. 7.6a, na qual a fecundidade e a sobrevivência adultas são cada qual plotadas em função do investimento de reprodução. Plotando os valores para a sobrevivência adulta em função da fecundidade para cada nível de investimento de reprodução (Fig. 7.6b), obtemos uma curva de compromisso entre sobrevivência e fecundidade em função do investimento reprodutivo. Note que esta curva é côncava para fora por causa da lei dos retornos decrescentes. Então compare a curva com a relação entre sobrevivência e fecundidade adulta para o falcão-europeu mostrada na Fig. 7.5. Tanto a sobrevivência quanto a fecundidade adulta contribuem para o ajustamento, e assim pontos diferentes sobre a curva de compromisso correspondem a diferentes valores de ajustamento. A questão é que ponto na curva de compromisso representa o ajustamento máximo e, assim, a resolução ótima do conflito sobrevivência–fecundidade?

O genótipo que representa o ponto de máximo ajustamento na curva de compromisso será aquele que produz a máxima contribuição para o *pool* genético da população no futuro. A contribuição de um indivíduo para o *pool* genético no período de reprodução seguinte é a soma de sua probabilidade de sobrevivência pessoal (S) naquele intervalo com o número de seus filhotes recrutados para a população reprodutora. Por simplicidade, vamos assumir que os indivíduos amadurecem no fim de seu primeiro ano e se reproduzem uma vez por ano. Assim, a contribuição de um adulto para a população do próximo ano através da produção de seus filhotes é o produto de filhotes produzidos (B) pela sua sobrevivência até um ano de idade (S_0). O ajustamento do adulto (F) pode ser expressado como

$$F = S + S_0B$$

Nós agora dividimos a sobrevivência adulta em dois componentes, um diretamente relacionado com a reprodução (S_R) e o outro independente da reprodução (S_N). A porção relacionada com a reprodução inclui a chance de mortalidade devido aos riscos, como o estresse de reprodução, maior susceptibilidade a parasitas e doenças devido a um sistema imunológico degradado, e exposição aumentada à predação à medida que os pais forrageiam para alimentar os filhotes. A parte que é independente da reprodução inclui a chance de mortalidade devido aos riscos como predação e inanição durante o período não reprodutivo do ano. Agora, o ajustamento de um indivíduo pode ser expressado como

$$F = S_NS_R + S_0B$$

[contribuição para população futura] =
[sobrevivência adulta] + [recrutamento de filhotes]

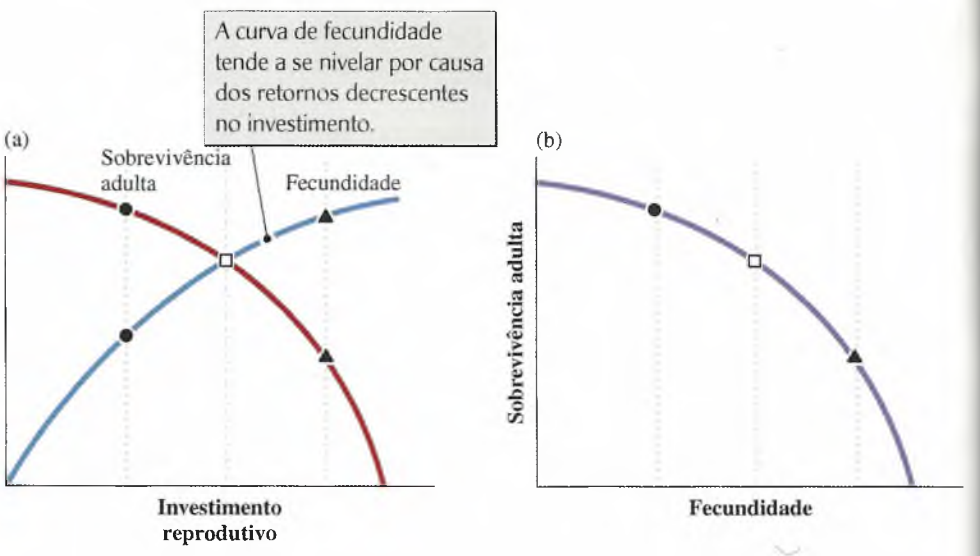


FIG. 7.6 Os efeitos do investimento reprodutivo na fecundidade e na sobrevivência adulta produzem uma curva de compromisso convexa. (a) Tanto a sobrevivência adulta do risco reprodutivo quanto a fecundidade apresentam retornos decrescentes com o aumento do investimento reprodutivo. (b) Quando a sobrevivência adulta é plotada em função da fecundidade, a curva de compromisso resultante é convexa para fora. As combinações da sobrevivência e fecundidade dos adultos em níveis diferentes de investimento reprodutivo são mostradas ao longo da curva de compromisso.

Esta expressão pode ser rearranjada para

$$S_N S_R = F - S_0 B$$

e então para

$$S_R = \frac{F}{S_N} - \left(\frac{S_0}{S_N}\right) B$$

que descreve a relação entre os valores de S_R e B que têm ajustamento igual a F. Esta relação, que é chamada de função de ajustamento, é uma linha reta com uma inclinação de $-S_0/S_N$; as linhas mais afastadas da origem do gráfico ($S_0 = 0$ e $S_N = 0$) representam retas de ajustamento crescente (Fig. 7.7a). S_N e S_0 são determinados pelos atributos de cada espécie e seu ambiente que não estão relacionados com a reprodução.

Agora estamos prontos para encontrar o ponto de mais alto ajustamento na curva de compromisso que relaciona S_R com B. Imagine a sobreposição da curva de compromisso sobre a Fig. 7.7a. O ponto de mais alto ajustamento na curva de compromisso é o ponto tocado pela função de ajustamento com o mais alto valor de F. Isso nos diz qual é o melhor compromisso para as espécies com uma determinada taxa de sobrevivência adulta até o primeiro ano (S_N e S_0). Mas nosso objetivo é descobrir como a duração de vida adulta influencia o ponto de mais alto ajustamento, e assim precisamos considerar o que acontece quando S_N e S_0 variam. Agora, quando comparamos duas espécies com o mesmo compromisso $S_R - B$, mas diferentes valores de S_N e S_0, a posição ótima sobre a curva de compromisso depende da taxa de S_0 para S_N. Como você pode ver na Fig. 7.7b, à medida que a sobrevivência adulta aumenta em relação à sobrevivência dos

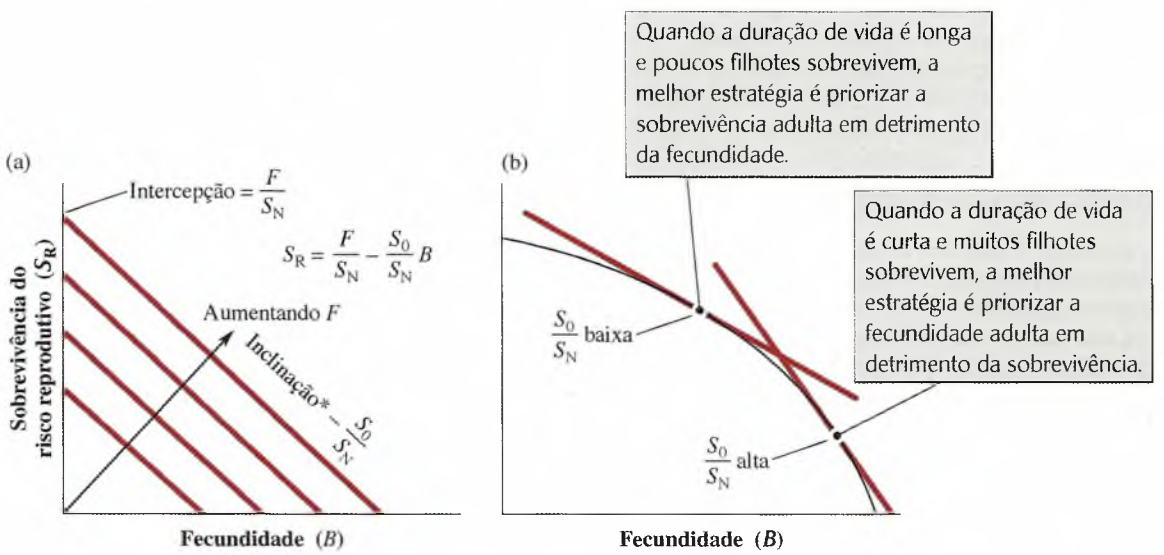


FIG. 7.7 O equilíbrio ótimo entre a sobrevivência adulta e a fecundidade é afetado pela taxa de sobrevivência dos adultos e jovens. (a) As linhas paralelas representam diferentes combinações de risco reprodutivo da sobrevivência (S_R) e fecundidade (B) com igual ajustamento (F) para uma dada taxa de sobrevivência dos filhotes (S_0) e a sobrevivência do risco não reprodutivo dos adultos (S_N). (b) Quando sobrepostas numa curva de compromisso (veja Fig. 7.6b), estas funções de ajustamento determinam os níveis ótimos de investimento reprodutivo.

*N.T.: Rigorosamente, "coeficiente angular da reta".

filhotes, a inclinação da função de ajustamento se torna menor, e o ponto ótimo se desloca para a esquerda (menor fecundidade, maior sobrevivência) na curva de compromisso. Quando a sobrevivência adulta é baixa, comparada com a sobrevivência dos filhotes, a inclinação da função de ajustamento é alta, e o ótimo se desloca para o valor mais alto de B, o que implica um nível mais alto de investimento parental.

Assim, quando os adultos têm uma baixa probabilidade de sobrevivência de um ano para o próximo, e a sobrevivência de filhotes é relativamente boa, a melhor estratégia é investir fortemente em filhotes. Quando a sobrevivência dos filhotes é relativamente fraca, um genitor deve produzir menos filhotes a cada ano e aumentar sua própria duração de vida reprodutiva. Esta previsão é sustentada pela forte relação inversa entre o número médio de filhotes produzidos e a duração de vida média dos adultos observados ao longo de uma ampla gama de organismos.

O compromisso entre crescimento e fecundidade

Muitas plantas e invertebrados, assim como alguns peixes, répteis e anfíbios, não têm um tamanho adulto característico. Eles crescem, embora normalmente numa taxa progressivamente decrescente, por toda a sua vida adulta (um padrão denominado de **crescimento indeterminado**). A fecundidade está diretamente relacionada com o tamanho do corpo na maioria das espécies com crescimento indeterminado: quanto mais uma fêmea cresce, mais ovos ela pode produzir. Como a produção de ovos e o crescimento se nutrem dos mesmos recursos de energia e nutrientes assimilados, uma fecundidade aumentada durante um ano, contudo, pode ser contrabalançada por crescimento reduzido, e assim reduzir a fecundidade, nos anos subsequentes. Analogamente, os organismos com uma expectativa de vida longa devem favorecer o crescimento sobre a fecundidade a cada ano. Para os organismos com menos chances de viver para reproduzir nos anos futuros, alocar recursos limitados para o crescimento em vez de para os ovos desperdiçaria a fecundidade potencial na juventude.

Considere duas fêmeas hipotéticas de peixe, ambas as quais pesam 10 g na sua maturidade sexual, mas que alocam recursos para crescimento e reprodução diferentemente daí em diante. Ambas as fêmeas coletam bastante alimento a cada ano para reproduzir seu peso em novos tecidos ou ovos. O peixe A aloca 20% de sua produção para o crescimento e 80% para os ovos, enquanto o peixe B aloca metade de sua produção para o crescimento e metade para os ovos. Neste modelo, a fecundidade é diretamente proporcional ao tamanho do corpo. Os cálculos de crescimento, fecundidade e fecundidade cumulativa (Tabela 7.3) mostram que para os peixes vivendo quatro ou menos anos, em média, uma alta fecundidade e um crescimento lento resultam num peso cumulativo maior dos ovos produzidos, enquanto para peixes que vivem mais de quatro anos, uma baixa fecundidade e um rápido crescimento são mais produtivos. A longevidade adulta, portanto, determina a alocação ótima de recursos entre crescimento e reprodução.

Muitos estudos comparam populações em ambientes de alta e baixa mortalidade para demonstrar como as taxas de mortalidade afetam a evolução das histórias de vida. Um dos mais notáveis destes estudos foi conduzido por David Reznick, da Universidade da Califórnia em Riverside, e seus colegas sobre o *guppy Poecilia reticulata*, que é comum em córregos em Trinidad. Nas partes mais baixas destes córregos, os *guppies* vivem com um certo número de espécies de peixe predatórias, tais como o ciclídeo *Crenocichla alta*, que preda *guppies* adultos, e o peixe *Rivulus hartii*, que preda principalmente filhotes de *guppies*. Em elevações mais altas nas montanhas no norte de Trinidad, encontram-se numerosas pequenas cachoeiras que os *guppies* são capazes de ultrapassar, mas que bloqueiam o movimento de seus predadores. Assim, acima das cachoeiras, os *guppies* vivem num ambiente relativamente livre de predadores.

Reznick e seus colegas descobriram que abaixo das cachoeiras, onde os *guppies* são expostos a uma intensa predação, os machos amadurecem num tamanho menor, e as fêmeas alocam mais de sua massa corporal para a reprodução do que nas populações acima das cachoeiras (Fig. 7.8). Como os filhotes estão também sujeitos a altas taxas de predação, as fêmeas abaixo das cachoeiras também produzem mais e menores filhotes. Estas diferenças são consistentes com as previsões das hipóteses da história de vida que acabamos de discutir.

TABELA 7.3 Comparações numéricas das estratégias de crescimento lento/fecundidade alta e crescimento rápido/fecundidade baixa em dois peixes hipotéticos

	Anos					
Característica	1	2	3	4	5	6
Crescimento lento/fecundidade alta						
Peso do corpo	10	12	14,4	17,3	20,8	25.0
Incremento no crescimento	2	2,4	2,9	3,5	4,2	5.0
Peso dos ovos	8	9,6	11,5	13,8	16,6	20.0
Peso acumulado dos ovos	8	17,6	29,1	42,9	59,5	79.5
Crescimento rápido/fecundidade baixa						
Peso do corpo	10	15	22,5	33,8	50.7	76.1
Incremento no crescimento	5	7,5	11,3	16,9	25.4	38.1
Peso dos ovos	5	7,5	11,3	16,9	25.4	38.1
Peso acumulado dos ovos	5	12,5	23,8	40,7	66.1	104.2

Nota: Todos os pesos em gramas. Peso do corpo + incremento de crescimento = peso do corpo no próximo ano. O peso acumulado dos ovos do último ano + peso dos ovos = peso acumulado dos ovos para este ano. O incremento de crescimento e o peso dos ovos em cada ano é igual ao peso corporal.

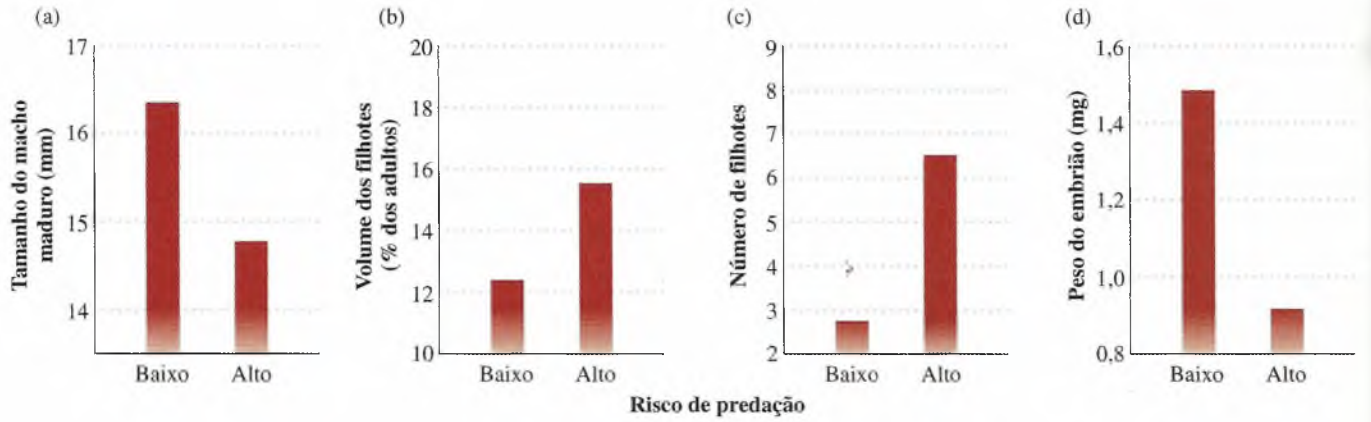


FIG. 7.8 A predação sobre os *guppies* seleciona mudanças nas histórias de vida. As populações expostas à forte predação nos córregos abaixo das cachoeiras amadurecem mais cedo e em tamanhos menores (a), alocam mais de seus recursos para a reprodução (b) e produzem mais (c) e menores (d) filhotes do que as populações livres de predação. Segundo D. N. Reznick et al., *Am. Nat.* 147:319–338 (1996).

O que é incomum sobre a história do *guppy* é que foi possível transplantar predadores das partes mais baixas dos córregos para as áreas acima das cachoeiras, para determinar se a imposição de uma forte força seletiva mudaria as estratégias de história de vida das populações locais. De fato, num intervalo de poucas gerações, as histórias de vida das populações acima das cachoeiras experimentalmente submetidas à predação passaram a se assemelhar àquelas das populações abaixo das cachoeiras. Esta descoberta não apenas confirmou as ideias básicas sobre a otimização dos padrões de história de vida, mas também demonstrou a força da predação como uma força seletiva na evolução. Os humanos, naturalmente, exercem também este tipo de seleção na maioria das populações que exploram como alimento. Os pesqueiros tendem a retirar os indivíduos mais velhos e maiores de uma população inicialmente, selecionando para uma maturidade precoce num tamanho menor. Caçadores de troféus aplicam uma forte seleção para um reduzido tamanho de galhada nos cervos e um marfim de tamanho reduzido nos elefantes. Uma mortalidade forte de qualquer tipo em adultos reduz o valor da reprodução futura e seleciona para um investimento maior na reprodução presente, como vimos nas populações dos *guppies* trinidadianos.

Organismos semélparos reproduzem-se uma vez e então morrem

Diferente da maioria dos peixes, que se reproduzem repetidamente, algumas espécies de salmão crescem rapidamente por vários anos, então executam um único episódio de reprodução. Durante esta única explosão reprodutiva, as fêmeas convertem uma grande parte de sua massa corporal em ovos, os machos desperdiçam energia lutando e fazendo corte às fêmeas, e ambos os sexos morrem logo após a reprodução. Como os salmões fazem um esforço tão grande para migrar rio acima para atingir suas áreas de reprodução, seria vantajoso para eles viajarem apenas uma vez, em vez de assumir este custo repetidamente. Então, após chegar em suas áreas de reprodução, como eles não terão outra chance para se reproduzir, eles devem produzir o máximo de ovos possível, mesmo se este esforço reprodutivo supremo resultar no dispêndio da maior parte dos tecidos corporais e garantir sua morte. Este padrão é chamado de **morte programada**, porque a morte é uma consequência direta da adaptação para maximizar o sucesso reprodutivo.

Os ecólogos chamam a história de vida do salmão de padrão de **semelparidade**. Este termo vem do latim *semel* ("uma vez") e *pario* ("dar a luz"). O oposto de semelparidade é **iteroparidade**, de *itero* ("repetir"). A semelparidade não é o mesmo que uma história de vida anual, que se refere à completeza de um ciclo de vida em um único ano. Por um lado, as anuais podem executar mais de um episódio de reprodução, ou mesmo uma reprodução contínua prolongada, numa única estação; por outro lado, como as espécies perenes (aquelas que potencialmente vivem por muitos anos), os indivíduos semélparos devem sobreviver pelo menos a uma estação de não reprodução — e normalmente muitas — antes de amadurecer, reproduzir e então morrer. A semelparidade é rara entre animais e plantas de vida longa.

Os casos mais conhecidos de reprodução semélpara em plantas ocorrem em bambus e agaves, dois grupos notavelmente diferentes, embora este padrão de história de vida tenha sido relatado até mesmo para algumas árvores da floresta tropical. A maioria dos bambus são plantas de climas temperados quentes ou tropicais que formam densas toiças em *habitats* perturbados. A reprodução dos bambus não parece exigir uma preparação ou recursos substanciais, como no caso do salmão. Mas os bambus provavelmente têm poucas oportunidades para uma germinação de sementes bem-sucedida. Uma vez estabelecido, um bambu cresce por reprodução assexuada (crescimento vegetativo), continuamente mandando novos caules até que o local onde germinou esteja completamente entulhado de bambus. Somente então, quando o crescimento vegetativo se torna severamente limitado, a planta se beneficia da produção de sementes, que podem colonizar sítios recentemente perturbados. Em muitas espécies de bambu, a reprodução é altamente síncrona sobre grandes áreas, após o que o futuro de toda a população é depositado na safra de sementes. A reprodução síncrona pode facilitar a fertilização deste grupo de plantas polinizadas pelo vento, ou talvez ela inunde os predadores de semente, que não podem consumir uma quantidade tão grande de sementes.

Os ambientes e os *habitats* de agaves ocupam o extremo oposto do espectro daqueles dos bambus. A maioria das espécies de agave vivem em climas áridos com chuvas esparsas e aleatórias. Cada planta de agave cresce vegetativamente como uma roseta de folhas produzidas de um único meristema durante muitos anos (o número de anos varia de espécie para espécie). A planta então lança um gigantesco pendão floral. O crescimento do pendão é rápido demais

FIG. 7.9 Os agaves são plantas semélparas. O agave-fortuna (*Agave parryi*) do Arizona cresce como uma roseta de espessas e carnosas folhas por muitos anos. Então envia rapidamente uma enorme inflorescência e estabelece frutos, após o que a roseta morre. Fotografia de Tom Bean/DRK Photo.

para ser totalmente sustentado pela fotossíntese ou assimilação de águas pelas raízes. Em consequência, os nutrientes e a água necessários para o crescimento do pendão são drenados das folhas, que morrem logo após as sementes serem produzidas (Fig. 7.9).

Os agaves frequentemente vivem lado a lado com as iúcas, um grupo intimamente aparentado de plantas que tem uma forma de crescimento semelhante, mas iterópara. As iúcas são tipicamente ramificadas e têm múltiplas rosetas de folhas. O sistema radicular dos agaves e das iúcas também difere marcadamente. As raízes da iúca descem fundo no solo do deserto para atingir fontes persistentes do lençol freático; os agaves têm raízes rasas e fibrosas que coletam água que percola através das camadas de superfície de solo após as chuvas, mas são deixadas altas e secas durante os períodos de seca. Assim, os agaves semélparos podem passar por uma grande variação de umidade de ano para ano maior do que as iúcas iteróparas.

Diversas explicações foram propostas para a ocorrência de reprodução semélpara e iterópara nas plantas. Primeiro, os ambientes variáveis poderiam favorecer a iteroparidade, que reduziria a variação no sucesso reprodutivo da vida através da disseminação da reprodução tanto nos bons quantos nos maus anos. Esta tática é denominada de **aposta cercada**. Contudo, esta hipótese pode ser rejeitada no caso de plantas semélparas que vivem em ambientes mais variáveis (normalmente mais secos) do que seus parentes iteróparos. Por outro lado, ambientes variáveis poderiam favorecer a semelparidade, se uma planta puder colocar sua reprodução no tempo de modo a ocorrer durante um ano extremamente favorável. Recursos armazenados e então usados para o grande evento passam a fazer sentido. *Carpe diem*: aproveite o dia. A semelparidade poderia ser particularmente favorecida quando o intervalo entre os anos bons é longo. Sob tais condições, as plantas que tiram vantagem das boas condições quando ocorrem poderiam ter um ajustamento maior. Finalmente, a atração de polinizadores por formas florais massivas favorecem as plantas que colocam todo o seu esforço num único episódio reprodutivo. Por exemplo, na roseta da planta semélpara *Lobelia telekii*, que cresce alto nas encostas do Monte Quênia na África (Fig. 7.10), dobrar o tamanho da inflorescência resulta numa quadriplicação do aumento na produção de sementes.

A comparação de *Lobelia telekii* com seu parente iteróparo *L. keniensis* (Tabela 7.4), tal como a comparação entre os agaves e as iúcas, sugere que a semelparidade está associada com *habitats* secos que são altamente variáveis tanto no espaço quanto no tempo. Presumivelmente, algumas condições raras que sustentam o estabelecimento de sementes disparam os episódios de florescência massiva nestas plantas. Em resumo, a semelparidade parece surgir tanto quando a preparação para a reprodução é extremamente custosa, como é para espécies que executam longas migrações para áreas de reprodução, como quando o preço da reprodução é altamente variável, mas condições favoráveis são previsíveis a partir de sinais ambientais.

Um dos casos mais marcantes de semelparidade nos animais é o ciclo de vida das cigarras periódicas (Fig. 7.11). Muitas cigarras têm ciclos de vida anuais, e seus chamados de acasalamento nas árvores enfeitam as tardes de verão em muitas partes do Hemisfério Norte. Diferentes de suas primas anuais, algumas espécies permanecem no solo como larvas, tirando nutrientes dos tecidos de xilema das raízes das plantas, por cerca de 13 ou 17 anos, antes de emergir acima do solo como adultos para se acasalar. As emergências da cigarra periódica são marcadas por um barulho quase ensurdecedor à medida que os machos cantam para atrair as fêmeas durante seu breve período de acasalamento. Não apenas são os ciclos de vida destes animais muito longos,

FIG. 7.10 A planta semélpara *Lobelia telekii* é encontrada nas encostas do Monte Quênia. As gigantescas inflorescências em primeiro plano são *L. telekii*; as rosetas em haste em segundo plano são de *L. keniensis*. Cortesia de P. Young.

TABELA 7.4 Atributos ecológicos, de história de vida, demográficos e reprodutivos de *Lobelia telekii* e *L. keniensis* no Monte Quênia

Atributo	*Lobelia telekii*	*Lobelia keniensis*
História de vida	Semélpara	Iterópara
Habitat	Encostas rochosas secas	Fundos úmidos de vale
Forma de crescimento	Não ramificada	Ramificada
Resultado reprodutivo	Inflorescências maiores, mais sementes	Inflorescências menores, menos sementes
Variação no tamanho da inflorescência	Altamente variável, aumenta com a umidade do solo	Relativamente invariável, independente da umidade do solo
Demografia	Virtualmente sem sobrevivência adulta	Populações em sítios mais secos têm sobrevivência adulta menor e reprodução menos frequente
Variação no número de sementes *per pod*	Positiva e fortemente correlacionada com o tamanho da inflorescência	Independente do tamanho da inflorescência, positivamente correlacionada com o número de rosetas
Efeito dos polinizadores	Maior qualidade de semente, mas não quantidade	Maior qualidade de semente, mas não quantidade

Fonte: T. P. Young, *Evol. Ecol.* 4:157–171 (1990).

eles também são completamente síncronos numa dada área, tal que uma inteira ninhada emerge ao mesmo tempo. O longo ciclo de vida dá às larvas tempo para crescer até a idade adulta com uma dieta de baixa qualidade nutricional. A sincronicidade é provavelmente um mecanismo para sobrepujar predadores potenciais. A maioria dos indivíduos ocasionais que emerge um ano mais cedo ou mais tarde são comidos por predadores atraídos por seus chamados altos de acasalamento. Muitos observadores notaram que os períodos comuns de 13 e 17 anos encontrados nas espécies de cigarras periódicas são números primos, o que torna difícil para os patógenos ou predadores sincronizar suas emergências e coincidir com a da cigarra.

Talvez você esteja se perguntando como as cigarras podem contar até 17. Elas contam os anos pelo aquecimento e resfriamento do solo ou pelos ciclos fisiológicos do hospedeiro? Richard Karban e seus colegas da Universidade da Califórnia em Davis executaram um experimento inteligente ao criar cigarras de 17 anos em árvores de pêssego que tinham sido artificialmente selecionadas para produzir duas safras de frutas anualmente, descartando suas folhas e a florescência duas vezes por ano. As cigarras emergiram após 17 estações de frutificação, em vez de 17 anos, demonstrando que elas são sensíveis ao ciclos reprodutivos de seus hospedeiros em vez de mudanças físicas anuais em seus ambientes. Como elas contam até 17 é ainda um mistério.

FIG. 7.11 As cigarras periódicas (*Magicicada* sp.) durante uma eclosão no meio-oeste dos Estados Unidos. Cortesia de Claus Holzapfel.

A senescência é um declínio na função fisiológica com o aumento da idade

Embora poucos organismos de vida longa apresentem morte programada associada com a reprodução, a maioria passa por um aumento gradual na mortalidade e um declínio na fecundidade à medida que a função fisiológica se deteriora ao longo do tempo. Este fenômeno é conhecido como **senescência**. Os humanos não são exceção ao padrão geral visto virtualmente em todos os animais. O declínio reprodutivo e a morte em idade avançada não resultam de mudanças fisiológicas abruptas. Em vez disso, ocorrem após uma redução gradual na função fisiológica. A maioria das funções fisiológicas nos humanos diminui de modo linear aproximadamen-

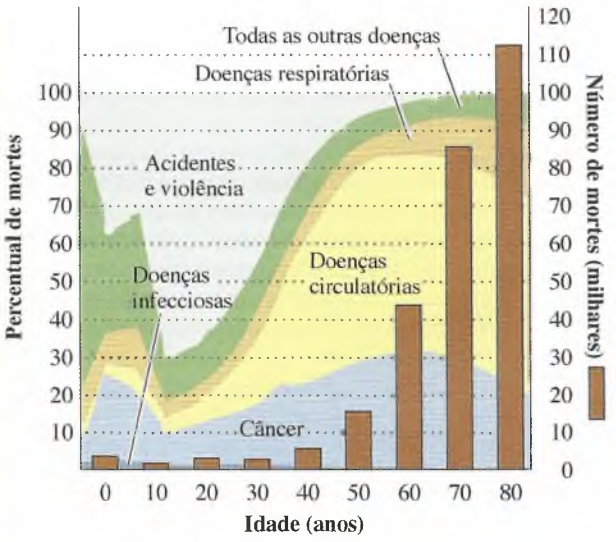


FIG. 7.12 A incidência de morte por câncer e as doenças circulatórias surgem com a idade. São mostradas as idades e causas de morte para homens na população da Inglaterra no início dos anos 1980. De N. Coni, W. Davison, e S. Webster, *Ageing: The Facts* (2nd ed.), Oxford University Press, Oxford (1992).

te entre as idades de 30 e 85 anos; por exemplo, taxas de condução nervosa e metabolismo basal diminuem de 15%–20%, o volume de sangue circulado através dos rins de 55%–60% e a capacidade respiratória máxima de 60%–65%. Esta função do sistema imunológico e outros mecanismos de reparação declinam, e com seu declínio a incidência de morte por tumores e doenças cardiovasculares aumenta (Fig. 7.12). Os defeitos de nascimento nos filhotes e a infertilidade geralmente ocorrem com uma crescente prevalência nas mulheres após os 30 anos de idade, e a fertilidade diminui dramaticamente nos homens após os 60 anos.

Por que existe a senescência, quando a sobrevivência e a reprodução presumivelmente aumentariam o ajustamento de um indivíduo em qualquer idade? Talvez o declínio fisiológico seja exatamente um fato da vida, e a seleção natural não pode fazer nada sobre ele. A senescência poderia simplesmente refletir a acumulação de defeitos moleculares que falham em ser reparados, assim como um automóvel acaba por se desgastar e ter que ser jogado fora. A radiação ultravioleta e formas altamente reativas de oxigênio quebram as ligações químicas, as macromoléculas se tornam inativas, e o DNA acumula mutações. Este desgaste e corte não pode ser toda a explicação para os padrões do envelhecimento, contudo, porque a longevidade máxima varia amplamente entre diversas espécies de tamanho e fisiologia semelhantes. Por exemplo, muitos pequenos morcegos insetívoros atingem idade de 10–20 anos em cativeiro, enquanto ratos de tamanho semelhante raramente vivem além dos 3–5 anos. Além disso, os mecanismos celulares para reduzir a produção de formas reativas de oxigênio e para reparar o DNA danificado e as moléculas de proteína parecem estar melhor desenvolvidos nas espécies animais de vida longa do que nos seus parentes de vida curta.

Estas observações sugerem que, enquanto a senescência pode ser inevitável, a velocidade da senescência está sob a influência da seleção natural. Os mecanismos para prevenir e reparar danos moleculares poderiam exigir a alocação de recursos e poderiam assim ser custosos ao organismo. Se tais compromissos existem, então o aumento da duração máxima potencial de vida pelo adiamento da senescência poderia ter custos, como uma reprodução reduzida na juventude. Se a sobrevivência fosse tão fraca por causa da predação e de outros fatores de mortalidade extrínsecos de forma que um indivíduo tivesse pouca chance de viver até a velhice, poderia ser melhor, em termos de ajustamento para o indivíduo, alocar recursos para a reprodução no início da vida e deixar o corpo se desfazer com a idade.

Mesmo na ausência da senescência, causas extrínsecas de morte resultam em um número cada vez menor de indivíduos ainda vivos em idades mais avançadas. Consequentemente, a deterioração fisiológica gradual e a perda de capacidade reprodutiva têm pouco efeito sobre a reprodução média da vida, porque a maioria dos adultos na maioria das populações naturais nunca atingem uma idade avançada. Por esta razão, a seleção por mudanças na sobrevivência ou fecundidade em idade avançada é fraca. Assim, a seleção tende a favorecer os aprimoramentos no sucesso reprodutivo na juventude em detrimento dos aprimoramentos tardios na vida. Como este efeito é maior nas populações com menor taxa de sobrevivência adulta (Fig. 7.13), a senescência poderia aparecer mais cedo e progredir mais rápido nas populações com altas taxas de mortalidade devido a causas extrínsecas (acidentes, predadores, tempo).

Esta previsão é consistente com as observações das populações naturais e humanas. Por exemplo, como eles podem voar para escapar dos predadores, os morcegos e as aves levam vidas mais seguras do que os mamíferos terrestres de tamanhos semelhantes, e suas durações de vida máximas potenciais são correspondentemente maiores. As aves e os morcegos simplesmente envelhecem lentamente. Um pequeno albatroz, que pesa somente 40 g, pode viver mais de 40 anos, a despeito de ter uma taxa metabólica semelhante àquela de um roedor de mesmo tamanho.

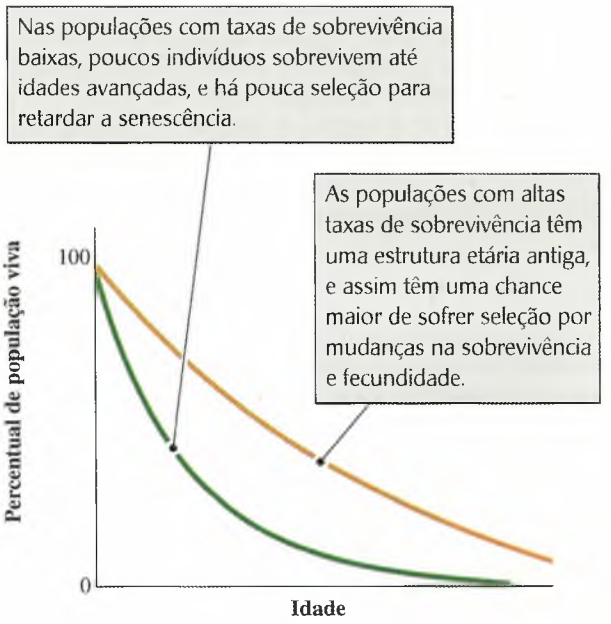


FIG. 7.13 A pressão da seleção varia com as taxas de mortalidade extrínsecas. A pressão da seleção por mudanças na fecundidade e na fertilidade numa determinada idade está relacionada com a proporção dos indivíduos vivos numa população naquela idade, que depende muito das taxas de mortalidade causada por fatores extrínsecos no início da vida.

MUDANÇA GLOBAL

O aquecimento global e o tempo de floração

Você pode conhecer Henry David Thoreau como o escritor do século 19 que passou um ano numa pequena cabana no Walden Pond, em Concordia, Massachusetts, e escreveu numerosos ensaios sobre o mundo natural (Fig. 1). Você pode não ter tomado conhecimento, contudo, de que, durante os anos que ele viveu em Concordia, ele também coletou dados sobre plantas de flores que proveriam importantes *insights* sobre os efeitos do aquecimento global mais de um século depois.

FIG. 1 Henry David Thoreau (1817–1862). © Bettmann/Corbis.

De 1852 a 1858, Thoreau tomou notas diversos dias por semana das datas quando mais do que 500 espécies de plantas abriam suas flores pela primeira vez em torno da cidade. Thoreau planejou publicar este trabalho, mas ele morreu de tuberculose aos 44 anos, numa idade relativamente jovem, antes de realizar seu objetivo.

Thoreau não estava sozinho no seu interesse sobre os períodos de florescência em torno da área de Concordia. Um lojista local, Alfred Hosmer, continuou o trabalho de Thoreau observando os tempos de primeira florescência de mais de 700 espécies de plantas em 1878 e entre 1888 e 1902. Sessenta anos mais tarde, uma outra residente de Concordia, Pennie Logemann, começou a manter registros dos tempos de primeira floração de mais de 250 espécies de plantas em sua propriedade, continuando as suas observações de 1963 até 1993.

Dois ecólogos da Universidade de Boston, Abraham Miller-Rushing e Richard Primack, souberam da existência destes dados e perceberam seu tremendo potencial para explicar se as mudanças de longo prazo nas temperaturas globais poderiam estar associadas com mudanças nos tempos de floração inicial das plantas. Como o tempo de floração é sensível à temperatura, assim como ao fotoperíodo, eles previram que temperaturas globais mais quentes fariam as plantas florescer mais cedo hoje do que no tempo de Thoreau. Os pesquisadores primeiro tiveram que determinar se as temperaturas locais em Concordia tinham aumentado ao longo do último século e meio. Felizmente, um observatório próximo tinha

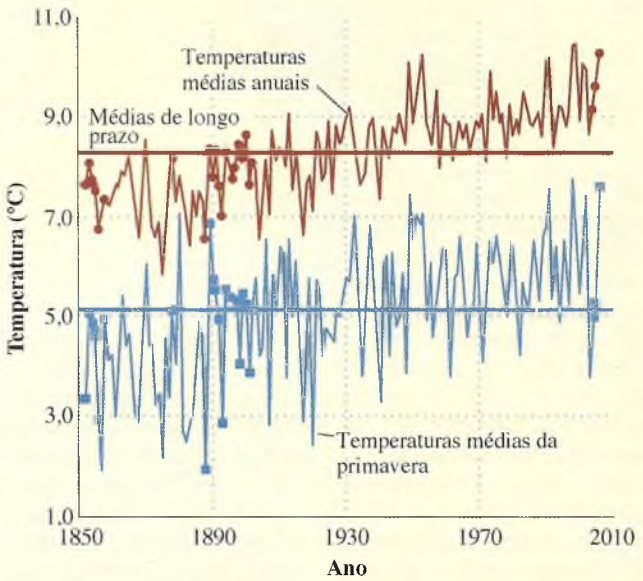


FIG. 2 As temperaturas no Observatório Meteorológico de Blue Hill, 1852–2006. O gráfico de baixo mostra a temperatura média da "primavera", que é a média das médias mensais para janeiro, abril e maio; as temperaturas nestes meses estão altamente correlacionadas com os tempos de floração de várias espécies. As linhas horizontais mostram as médias de longo prazo (do período todo) para cada gráfico. Os símbolos indicam os anos nos quais os dados da floração foram registrados. Segundo A. J. Miller-Rushing e R. B. Primack, *Ecology* 89:332–341 (2008).

Assim, a variação nas taxas de envelhecimento é consistente com as previsões da teoria evolutiva baseada nos compromissos entre um sucesso reprodutivo precoce e tardio na vida, em combinação com mudanças na força da seleção em função da idade. Como a tecnologia moderna tornou a vida muito segura para os humanos, e com uma proporção maior da população humana atingindo idades avançadas e sofrendo as consequências do declínio relacionado com o envelhecimento, é possível que uma seleção aumentada para prolongar a duração de vida reprodutiva ainda mais resultará numa longevidade maior nas futuras gerações.

Estudos de envelhecimento em diversos animais demonstram que a senescência é uma consequência inevitável do desgaste e rompimento natural. É impossível construir um corpo que não se desgastará em algum tempo. Está também claro, contudo, que a taxa de desgaste pode ser modificada por diversos mecanismos fisiológicos que previnem ou reparam os danos. Estes mecanismos estão sob controle genético, e portanto, como a maioria dos atributos da história de vida, podem ser modificados pela evolução. Os mecanismos de prevenção e reparo exigem investimentos de tempo, energia, nutrientes e tecidos, e assim a alocação de recursos para estes mecanismos depende da duração de vida esperada do indivíduo. Neste caso, como em muitos outros vistos neste capítulo, a consideração dos padrões de história de vida demonstra o poder da teoria evolutiva para explicar a variação nos sistemas biológicos.

As histórias de vida respondem às variações no ambiente

Sob condições ambientais constantes, uma estratégia de história de vida singular pode proporcionar uma solução ótima para os conflitos que resultam das exigências de competição sobre o tempo e os recursos. Quando o ambiente varia, contudo, nenhum padrão único de alocação de tempo e recursos é ótimo sob todas

mantido registros de temperaturas mensais desde 1852, e estes registros indicavam que as temperaturas médias anuais tinham aumentado de 2,4°C de 1852 a 2006 (Fig. 2).

Miller-Rushing e Primack atualizaram os dados históricos sobre os tempos de floração conduzindo seu próprio levantamento nas vizinhanças de Concordia de 2003 até 2006. Quando eles analisaram o conjunto de dados completo, abrangendo os dados do tempo de Thoreau até o seu próprio, descobriram que para as 43 espécies mais comuns de plantas, o tempo de floração hoje está em média sete dias menor do que 154 anos atrás, no tempo de Thoreau (Fig. 3). Mais interessante é que nem todas as plantas responderam às mudanças de temperatura da mesma forma. Em algumas espécies, o tempo de floração inicial permaneceu imutável, talvez porque a influência do comprimento do dia (que não mudou!) predomina sobre a temperatura. Outras espécies, como a amora-azul e o sorrel-amarelo, florescem de três a quatro semanas mais cedo agora do que faziam em 1852 (Fig. 4). Surpreendentemente, mesmo espécies proximamente aparentadas de plantas apresentam respostas contrastantes em relação a temperaturas mais quentes.

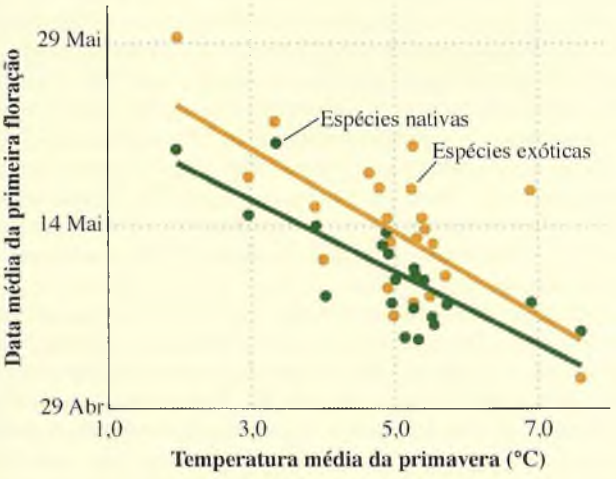


FIG. 3 A resposta da data da primeira floração à temperatura média da primavera próximo a Concordia, Massachusetts. Segundo A. J. Miller-Rushing e R. B. Primack, *Ecology* 89:332–341 (2008).

FIG. 4 Arbusto de mirtilo (*Vaccinium corymbosum*). Copyright © Richard Shiell/Animals Animals/Earth Sciences.

Estes dados únicos coletados durante um século e meio indicam que uma mudança aparentemente pequena na temperatura média anual está sendo associada a mudanças dramáticas no período de início da floração. Como as espécies vêm respondendo diferentemente às condições de aquecimento, a abertura das flores em algumas espécies aos polinizadores num dado dia vem mudando desde o tempo de Thoreau. Sem dúvida a progressão sazonal de espécies polinizadoras também mudou. Embora Henry David Thoreau não tenha vivido para ver seu trabalho sobre tempos de floração publicado, imagina-se como ele poderia estar se sentido sabendo que estes dados proporcionaram valiosos *insights* sobre os efeitos globais das atividades humanas no ambiente 150 anos depois.

as condições, e a história de vida deve assegurar um ajustamento razoável sob um certo intervalo de condições. Esta exigência pode frequentemente ser satisfeita quando o indivíduo armazena recursos durante a época de vacas gordas, e usa aqueles recursos para se sustentar durante a época de vacas magras. Além disso, o indivíduo deve se reproduzir quando os recursos são plenos e as condições são boas para sobrevivência dos filhotes. Desta forma, a variação no ambiente pode influenciar a história de vida ótima.

Armazenamento de alimento e construção de reservas

Onde as mudanças ambientais arrastam organismos do festim para a fome, as reservas adquiridas durante períodos de abundância para uso em tempos de escassez podem ser uma forma de lidar com o problema. Durante os raros períodos de chuva, os cactos do deserto se incham com água armazenada em seus suculentos caules. Plantas que crescem em solos inférteis absorvem mais nutrientes do que precisariam normalmente nos tempos de abundância, e os usam quando os nutrientes do solo são depletionados. Em *habitats* que queimam frequentemente — como os do chaparral do sul da Califórnia — as plantas perenes armazenam reservas de alimento em coroas radiculares resistentes ao fogo, cujos brotos emergem logo após o incêndio (Fig. 7.14). Naturalmente, ao alocar recursos para armazenar provisões contra futuras contingências, os organismos reduzem seu sucesso reprodutivo de curto prazo.

Muitos animais de climas temperados e árticos acumulam gordura durante tempos amenos no inverno como uma reserva de energia para os períodos quando a neve e o gelo tornarem os alimentos inacessíveis. Os animais mais pesados são normalmente mais lentos e menos ágeis, e portanto mais prováveis de serem pegos pelos predadores. Uma forma de evitar este custo

FIG. 7.14 As plantas do chaparral armazenam reservas de alimento em suas coroas radiculares resistentes ao fogo. No *habitat* do chaparral no sul da Califórnia, a chamise (*Adenostoma fasciculatum*) e outras espécies rebrotam de coroas radiculares após um incêndio. Estas fotografias foram tiradas em 12 de setembro de 1979 e 20 de abril de 1980, após um incêndio próximo a Los Angeles, Califórnia. Fotografias de Tom McHugh/Photo Researchers.

específico de armazenamento de alimento é armazenar comida antes de consumi-la. Alguns mamíferos ativos no inverno (castores, esquilos e ocotonídeos) e aves (pica-paus e corvídeos) juntam comida no subsolo ou sob as cascas das árvores para recuperar mais tarde. Muitas destas coletas são imensas e podem sustentar indivíduos por longos períodos.

Os organismos não antecipam individualmente a necessidade para manter reservas acumuladas. Em vez disso, num ambiente onde a falta de alimento é frequente, aqueles indivíduos que acumulam reservas têm um ajustamento maior do que os que não o fazem, e o atributo evolui na população em resposta às variações do ambiente. Onde o suprimento de alimento varia pouco através do tempo, o armazenamento de reservas gastaria desnecessariamente recursos que poderiam ser usados para aumentar o sucesso reprodutivo, e o armazenamento não evolui.

Dormência

Os ambientes algumas vezes se tornam tão frios, secos ou sem nutrientes que os animais e as plantas não podem mais funcionar normalmente. Nestas circunstâncias, algumas espécies que não são capazes de migrar para outro lugar podem entrar em estados fisiologicamente inativos, coletivamente denominados de **dormência**, que então se torna uma parte característica de suas histórias de vida. Por exemplo, muitas árvores tropicais e subtropicais descartam suas folhas durante os períodos sazonais de seca, e muitas árvores temperadas e árticas descartam suas folhas no outono antes do estabelecimento do gelo e das longas noites do inverno. As marmotas **hibernam** (passam o inverno em estado de dormência) porque elas não conseguem encontrar alimento no inverno, e não porque sejam fisiologicamente incapazes de lidar com o ambiente fisicamente duro.

Na maioria das espécies, as condições ambientais que exigem dormência são antecipadas por uma série de mudanças fisiológicas (por exemplo, produção de anticongelantes, desidratação ou armazenamento de gordura) que prepara o indivíduo para um desligamento parcial ou completo de atividade. Antes do inverno, alguns insetos entram num estado de repouso conhecido como **diapausa**, no qual a água é quimicamente ligada ou reduzida em quantidade para impedir o congelamento, e o metabolismo cai a níveis tão baixos que mal é detectável. Insetos resistentes à seca que entram em diapausa no verão se desidratam eles próprios e toleram as condições ressecadas de seus corpos, ou secretam uma cobertura externa impermeável para impedir o secamento. Sementes de plantas e esporos de bactérias e fungos apresentam mecanismos de dormência semelhantes. De fato, há muitos casos de sementes armazenadas em câmaras antigas enterradas ou recobertas em outros sítios arqueológicos que despertaram após centenas de anos de dormência. Seja qual for o mecanismo pelo qual ocorra, a dormência reduz as trocas entre os organismos e seus ambientes, capacitando-os a saltar as condições desfavoráveis.

Um custo óbvio da dormência é que os indivíduos dormentes não podem coletar recursos para sustentar uma reprodução adicional. Assim, a dormência representa uma solução de um compromisso sobrevivência–reprodução. Como têm alto custo, os indivíduos devem minimizar o tempo gasto em estado de dormência. Ao fazer isso, contudo, eles precisam ser capazes de sentir os sinais apropriados no ambiente que indicam as condições desfavoráveis para atividade.

Os estímulos para mudança

Que estímulo indica às aves invernando nos Trópicos que a primavera se aproxima nas florestas do norte? O que dispara nos salmões o impulso para deixar os oceanos e migrar corrente acima para as áreas de reprodução? Como os invertebrados aquáticos no Ártico sentem que se eles retardarem a entrada da diapausa, um rápido congelamento pode pegá-los de surpresa para o inverno? Muitos eventos na história de vida de um organismo são temporizados para combinar com as mudanças previsíveis no ambiente. Com a volta das temperaturas quentes e o momento da produtividade do ecossistema na primavera, a maioria dos organismos mudam de um estado de manutenção de inverno para um estado de crescimento e reprodução. Obter o tempo certo tal que o comportamento e a fisiologia combinem com o ambiente é essencial. Muitos ajustes dos atributos da história de vida neste momento são respostas diretas às mudanças nos suprimentos de alimento ou no risco percebido de predação. Outros ajustes demandam tempo e devem ser iniciados antes que a mudança ambiental aconteça. Para fazer estes ajustes, os organismos devem se basear em vários sinais indiretos do ambiente. Em

1938, J. R. Baker fez uma descrição importante entre dois tipos de sinais que disparam mudanças na história de vida. Os **fatores de aproximação** são sinais, como o comprimento do dia, pelos quais os organismos podem avaliar o estado do ambiente, mas que não afetam diretamente seu ajustamento. Os **fatores últimos** são características do ambiente, tais como o suprimento de alimento, que alteram diretamente o ajustamento do indivíduo.

Virtualmente todos os organismos sentem o **fotoperíodo** (comprimento do dia) como um fator de aproximação que indica a estação, e muitos podem distinguir períodos de aumento e diminuição dos dias. As diferentes populações de uma única espécie, vivendo em diferentes locais, podem diferir notavelmente em suas respostas ao fotoperíodo, refletindo relações diferentes das mudanças ambientais com o comprimento do dia. As populações do sul (a 30° N) da grama-de-aveia (*Bouteloua curtipendula*) florescem no outono, quando o fotoperíodo é de 13 horas, enquanto as mais ao norte (a 47° N) florescem no verão, somente quando o fotoperíodo excede 16 horas por dia. No Michigan, a 45° N, as pulgas-de-água (*Daphnia*) entram em diapausa em meados de setembro, em fotoperíodos de 12 horas ou menos. No Alasca, a 71° N, espécies aparentadas entram na diapausa quando o fotoperíodo diminui para pouco menos que 20 horas, o que acontece em meados de agosto. Assim, não é o comprimento do dia *per se* que é importante para esses organismos, mas determinadas mudanças nas condições físicas e no suprimento de alimento que o comprimento do dia anuncia num certo local. Claramente, a sensibilidade dos indivíduos para com os sinais de proximidade foi ajustada pela seleção natural, combinando sua informação com um determinado ambiente. As pulgas-de-água nunca veem os dias de 20 horas em questão, mas as pulgas-de-água do Alasca pereceriam se esperassem pelos dias de 12 horas antes de entrar em diapausa. Atualmente, a mudança de clima global está alterando as condições ambientais sem ajustar os sinais de aproximação, como o comprimento do dia, que os organismos evoluíram para usar. Este descompasso entre sinais e condições já começa a causar mudanças comportamentais e fisiológicas inadequadas em muitos organismos.

As histórias de vida individuais são sensíveis às influências do ambiente

Embora as histórias de vida dos indivíduos numa população possam ser modificadas ao longo do tempo pela resposta evolutiva às condições ambientais, os indivíduos podem também ajustá-las em resposta às variações do ambiente. A história de vida ótima para um indivíduo depende das condições específicas nas quais vive. Como vimos no Capítulo 6, quando o ambiente muda, ele pode responder alterando seu comportamento, sua fisiologia ou mesmo seu desenvolvimento. Os indivíduos podem também alterar seus atributos de história de vida mudando suas taxas de alimentação e crescimento, trocando entre estágios de história de vida em tempos ou tamanhos diferentes, ou ajustando seu comportamento em relação ao risco percebido no ambiente. A capacidade de responder à variação ambiental é ela própria um aspecto da história de vida que está sujeita à seleção natural.

Muitos tipos de organismos passam por dramáticas mudanças durante o seu desenvolvimento. A metamorfose das formas larvais para formas adultas e a maturação sexual são as mais proeminentes dessas mudanças. A melhor época para executar tais transições depende da presença de recursos e inimigos naturais no ambiente, e sua cronologia se torna mais complicada pelas variações nas taxas de crescimento devido ao suprimento de alimento, temperatura e outros fatores ambientais.

Imagine duas curvas de crescimento resultantes de dois níveis de suprimento de alimento (Fig. 7.15). Um indivíduo com acesso a alimento abundante amadurece numa dada massa e idade. Um indivíduo pobremente nutrido claramente não pode atingir a mesma massa naquela dada idade, e portanto deve amadurecer num ponto diferente em relação ao peso, à idade ou a ambos. A resposta de idade e tamanho à maturação em diferentes níveis de disponibilidade de alimento é a norma de reação para a maturidade. Confrontado com tais variações ambientais, o indivíduo pode seguir um de dois caminhos, ou algum curso intermediário entre eles. Primeiro, um indivíduo pode amadurecer quando atinge uma certa massa, não importa quanto tempo isso leve. Com relação a uma nutrição pobre, ele levará mais tempo para atingir aquela massa, e a maturidade será retardada. Consequentemente, o indivíduo será exposto a um período maior de risco antes da reprodução. Uma alternativa é o indivíduo amadurecer numa idade predeterminada. Com uma nutrição pobre, esta estratégia resultará num tamanho menor na maturidade, e talvez numa taxa reprodutiva reduzida quando adulto. A solução ótima, que está normalmente em algum ponto entre as duas, depende em parte do risco de morte quando jovem (alto risco favorece maturidade precoce num tamanho menor) e a inclinação da relação entre fecundidade e tamanho na maturidade (valores maiores favorecem maturidade tardia num tamanho maior, porque o custo da fecundidade é maior).

Quando os girinos são criados sob condições básicas de baixa e alta disponibilidade de alimento, eles apresentam diferentes taxas de crescimento, como esperado. Num experimento, os girinos com uma dieta pobre se metamorfosearam em sapos adultos com um tamanho menor, mas numa idade mais tardia do que os girinos criados com alimentos abundantes (Fig. 7.16). Esta descoberta sustenta a previsão de que a cronologia da metamorfose deve levar em conta tanto a idade quanto o tamanho: nutrição pobre retarda o programa de desenvolvimento nos sapos, mas não o interrompe de todo. O risco da predação também é um fator importante. Estudos sobre o tamanho na metamorfose de libélulas em córregos

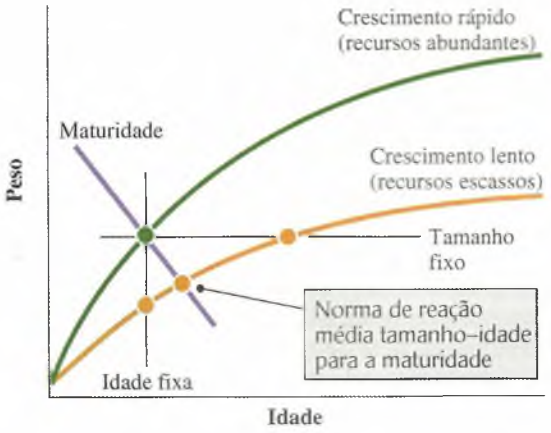


FIG. 7.15 As relações entre idade e tamanho na maturidade podem diferir quando as taxas de crescimento são diferentes. Os indivíduos podem amadurecer numa idade determinada, num tamanho determinado, ou em algum ponto entre os dois. A resposta da metamorfose a diferentes níveis de disponibilidade de alimento é a reação de norma da metamorfose. De S. C. Stearns, *Am. Zool.* 23:65–76 (1983), e S. C. Stearns e J. Koella, *Evolution* 40:893–913 (1986).

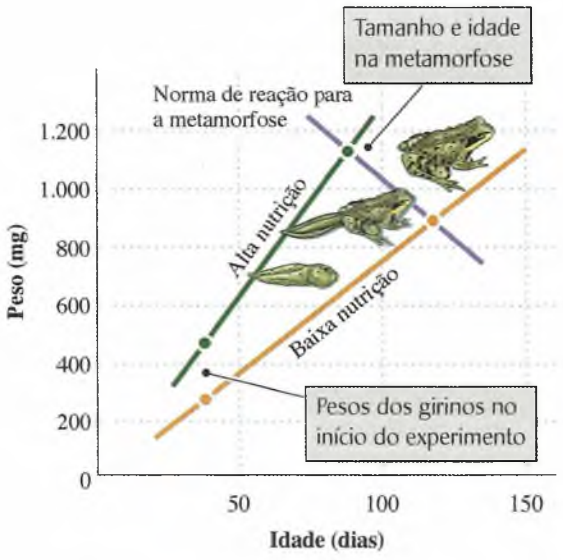


FIG. 7.16 As relações entre a idade e o tamanho na metamorfose diferem entre os sapos criados com altas e baixas taxas de alimentação. A reação de norma da metamorfose jaz entre os extremos do tamanho determinado (idade variável) e da idade determinada (tamanho variável). Os pontos representam pesos de sapos com 40 dias e em metamorfose; estes dados foram usados para desenhar uma curva de crescimento linear para cada grupo experimental. Dados de J. Travis, *Ecology* 65:1155–1160 (1984).

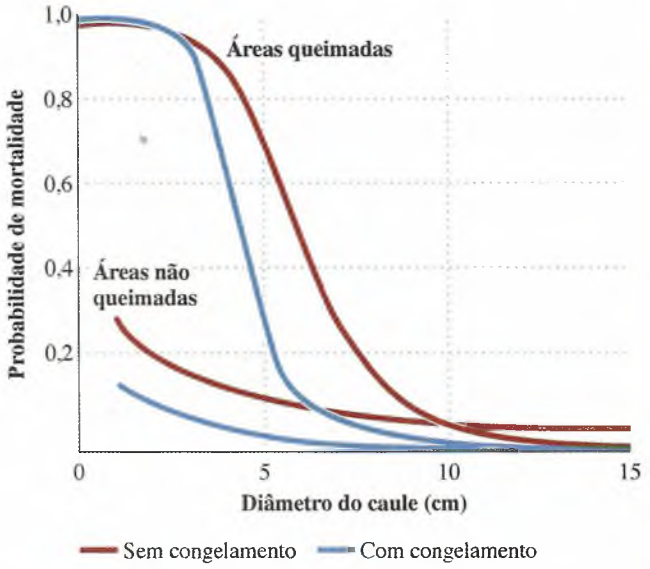


FIG. 7.17 A probabilidade de mortalidade pelo fogo diminui com o aumento do diâmetro do caule (tronco). Estes dados para várias espécies de plantas da família Combretaceae foram coletados na vegetação da areia do Kalahari, a oeste de Zimbábue. O efeito do fogo é especialmente forte quando os caules já sofreram também danos por congelamento. Segundo R. M. Holdo, *Plant Ecol.* 180:77–86 (2005).

de altitude no oeste do Colorado mostraram que em córregos com trutas, que são importantes predadores das larvas de libélula, estas amadurecem em tamanhos menores e deixam os córregos mais cedo do que naqueles sem trutas. As taxas de crescimento nos dois tipos de córregos eram semelhantes, e assim a diferença era devida inteiramente ao risco da predação.

Como o exemplo da libélula mostrou, o risco da predação ou outras causas de mortalidade pode influenciar a história de vida em modos que minimizarão aquele risco. Num outro exemplo, em áreas de bosque de Connecticut, indivíduos jovens de algumas populações da salamandra-pintada (*Ambystoma maculatum*) são predadas por salamandras-de-mármore maiores (*Ambystoma opacum*). Contudo, as salamandras-de-mármore não podem comer as salamandras-pintadas depois que elas crescem acima de um certo tamanho, simplesmente porque suas bocas não são grandes o bastante. Este padrão é denominado de "predação limitada pela boca". Em populações de *A. maculatum* em risco de predação por *A. opacum*, os filhotes de salamandra-pintada forrageiam seu próprio alimento mais ativamente quando as salamandras-de-mármore não estão presentes. Embora o forrageamento seja um negócio de risco porque as salamandras são vulneráveis quando estão procurando alimento, alimentar seu crescimento acima do tamanho crítico para escapar da predação de modo um geral é um fator fortemente favorecido nestas populações.

Riscos de todos os tipos dependem do tamanho, e os riscos influenciam a alocação de recursos entre as funções que sustentam o crescimento e aquelas que sustentam a manutenção e a sobrevivência. Por exemplo, na vegetação de areia do Kalahari de Zimbábue, as plantas com caules maiores são capazes de se recuperarem mais rapidamente de incêndios e têm uma chance maior de sobreviver a eles (Fig. 7.17). Quando os incêndios são frequentes, há uma forte seleção para o rápido crescimento do caule, à custa do desenvolvimento do sistema radicular.

Além de serem capazes de alterar seu crescimento e desenvolvimento, assim como outros aspectos de sua fisiologia, a maioria dos animais pode responder a rápidas mudanças em seu ambiente alterando seu comportamento. Respostas comportamentais apropriadas presumivelmente aumentam o ajustamento do indivíduo em comparação com comportamentos alternativos. Devido à conexão íntima entre comportamento e ajustamento, vários tipos de comportamento podem ser considerados um parte da história de vida do organismo. Para ilustrar este princípio, vamos considerar como os indivíduos alocam seu tempo à medida que forrageiam para satisfazer suas necessidades alimentares.

Os animais forrageiam de modo a maximizar seu ajustamento

Cada detalhe da vida de um indivíduo envolve a resolução de demandas conflitantes sobre seu tempo e recursos. Portanto, podemos aplicar os princípios da alocação ótima que acabamos de aplicar aos estágios de história de vida aos comportamentos individuais, como o forrageamento. Os suprimentos de alimento variam espacialmente, temporalmente e com relação à qualidade dos itens alimentares. Além do mais, o forrageamento é perigoso porque expõe o indivíduo à predação, embora eles precisem comer para viver e se reproduzir. Os indivíduos forrageando devem resolver conflitos entre os tempos, a recompensa e os fatores de risco, decidindo onde forragear, quanto tempo gastar num certo local, que tipos de alimento comer, e assim por diante. As teorias evolutivas do **forrageamento ótimo** buscam explicar estas respostas comportamentais em termos de custos e benefícios de cada possível comportamento alternativo. Vamos ver como isso funciona no caso de pais de aves provisionando seus filhotes.

Forrageamento de lugar central

Quando as aves alimentam seus filhotes no ninho, os filhotes estão fixos num único lugar, enquanto os pais são livres para procurar alimento a certas distâncias do ninho. Esta situação é denominada de **forrageamento de local central**. À medida que a distância de forrageamento dos pais aumenta, mais alimento se torna potencialmente disponível para eles. Contudo, distâncias maiores de viagem também aumentam o tempo, a energia e os custos de risco do forrageamento. Existe alguma distância melhor do ninho na qual um genitor poderia forragear, e quanto alimento ele deveria trazer para sua prole a cada viagem? Isto é, quanto tempo deve um genitor gastar coletando alimento antes de voltar ao seu ninho?

Os estudos sobre comportamento de forrageamento dos estorninhos-europeus permitiram aos investigadores responder a estas questões de uma perspectiva econômica. No verão, os estorninhos tipicamente forrageiam em campos ou pastos atrás de casacos-de-couro, que são larvas da tipulídea (*crane flies*). Os estorninhos se alimentam arrastando seus bicos na relva e abrindo suas mandíbulas para expor as presas. Quando coletam alimento para os seus filhotes, mantêm as larvas capturadas na base do bico. Quanto mais larvas um estorninho mantém em seu bico, mais difícil fica capturar a próxima. Por essa razão, o tempo de captura aumenta com o número de presas capturadas, até que um estorninho com oito larvas em seu bico praticamente não consegue mais se alimentar.

A taxa na qual um pai fornece alimento para seus filhotes é o número de presas capturadas dividido pela distância da viagem de forrageamento. A viagem de forrageamento inclui tanto o tempo gasto na área de alimentação quanto o gasto na viagem entre a área de alimentação e o ninho. Teoricamente, um indivíduo pode maximizar a taxa na qual fornece alimento para seus filhotes gastando uma quantidade de tempo média entre a área de alimentação durante cada viagem e trazendo de volta um pouco menos do que a carga máxima possível de alimento (Fig. 7.18). Imagine-se você num mercado onde você deve comprar tanta comida quanto puder em uma hora, mas tem que carregar os itens até o caixa na mão. Quão frequentemente você levaria os itens até o caixa na mão? Carregar um item de cada vez é claramente uma escolha ruim, especialmente se há uma longa fila esperando para pagar (analogamente a uma longa viagem de forrageamento). Tentar carregar mais do que você pode manipular razoavelmente bem, e ter que gastar tempo pegando itens caídos no chão, também parece improdutivo. Como no caso do estorninho com o bico cheio de casacos-de-couro, "a lei dos retornos decrescentes" se aplica: quanto maior o período de alimentação, menor a taxa média de captura de presa. A melhor estratégia está em algum ponto no meio. A carga ótima varia em proporção direta ao tempo de viagem, ou, mais geralmente, em relação a qualquer custo fixo por viagem de forrageamento.

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 1 *Forrageamento espacialmente particionado por aves oceânicas.* As aves oceânicas podem intercalar viagens de forrageamento longas e curtas para coletar alimentos alternativamente para elas próprias e seus filhotes. Você encontrará este módulo mais adiante.

ECÓLOGOS EM CAMPO **Forrageamento ótimo por estorninhos.** Em que extensão os organismos realmente forrageiam de modo ótimo? A Fig. 7.18 mostra a teoria. Na verdade, todos nós vemos alguns compradores ineficientes nos nossos mercados locais. Seriam os estorninhos melhores economistas do que nós?

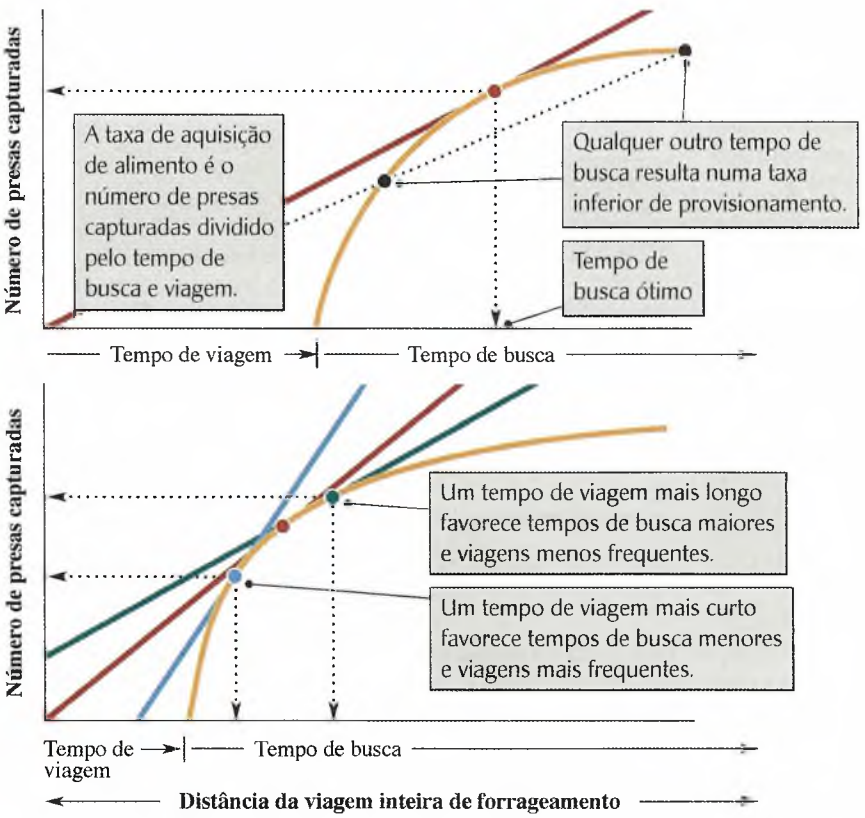


FIG. 7.18 Os modelos de forrageamento ótimo podem ser usados para prever comportamentos. Para uma dada curva de acumulação de presas (linha laranja: aumento de presas capturadas em função do tempo), a inclinação da reta que passa pela origem do gráfico (início da viagem de forrageamento) e a tangente à curva de acumulação de presas indicam a taxa média máxima de aquisição de alimento (número de presas capturadas por unidade de tempo). Como mostrado no gráfico de baixo, o tempo de busca ótimo de uma viagem de forrageamento de um indivíduo aumenta à medida que o tempo de viagem diminui.

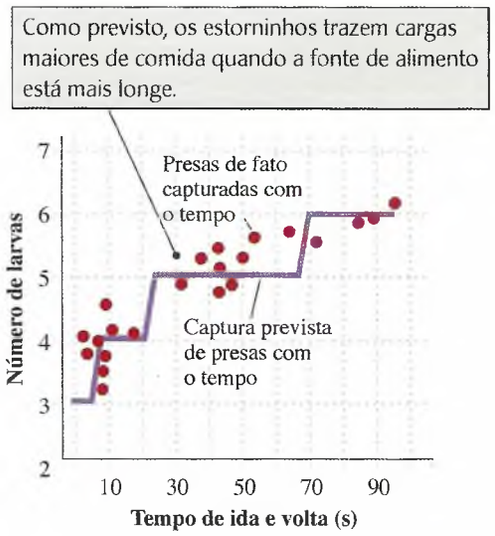


FIG. 7.19 As cargas de alimento aumentam o tempo de viagem. O número de larvas trazidas pelos estorninhos para seus filhotes aumentou com a distância total da viagem. De A. Kacelnik, *J. Anim. Ecol.* 53:283–299 (1984).

Esta questão foi discutida num experimento inteligente pelo ecólogo comportamental Alex Kacelnik da Universidade de Oxford. Ao invés de deixar os estorninhos se alimentarem de suas presas naturais, ele os treinou para visitar mesas de alimentação nas quais refeições de larvas poderiam ser providas através de um tubo plástico em intervalos de tempo precisos. O estorninho chegaria na mesa, "capturaria" a primeira refeição de larva, e então esperaria a próxima. Para imitar os intervalos mais longos nos quais o estorninho capturaria os casacos-de-couro à medida que seu bico se torna cheio, Kacelnik ajustou o intervalo de tempo tal que cada larva sucessiva chegaria num intervalo de tempo mais longo. Colocou então as mesas de alimentação em distâncias diferentes dos ninhos, e observou quantas larvas o estorninho esperaria por diferentes tempos de viagem. Como se esperava, os estorninhos aumentaram o tamanho de sua carga à medida que o tempo de viagem aumentou (Fig. 7.19). Kacelnik concluiu que os estorninhos são bons economistas, pelo menos quando se trata de coletar comida.

Forrageamento sensível ao risco

O valor de uma área de alimentação depende não somente da taxa na qual o indivíduo pode coletar alimento, mas também da sua segurança relativa. Toda atividade, incluindo o forrageamento, embute um risco de mortalidade. Para muitos animais, a predação é o mais significativo risco de mortalidade, e a presença de um predador, a percepção da ameaça de predação, pode reduzir o valor de uma área de alimentação que de outra forma seria boa. Um alimento extra simplesmente não vale o custo do aumento do risco de se tornar ele próprio o alimento. O fator de predação tem sido incorporado em teorias de forrageamento ótimo em estudos de **forrageamento sensível ao risco**.

James F. Gilliam e Douglas F. Fraser elegantemente demonstraram o princípio do forrageamento sensível ao risco num experimento simples com peixes. Eles construíram gaiolas com dois compartimentos e as colocou num córrego experimental. Os objetos no sistema experimental eram pequenos vairões (filhotes de cabozes-de-fenda) e os predadores cabozes-de-fenda adultos. Foram oferecidos aos filhotes vermes-de-tubo enterrados na lama, colocados em pequenas bandejas nos compartimentos. Uma área de refúgio que permitia a passagem dos filhotes, mas não dos adultos, conectava os dois compartimentos.

No experimento, os filhotes foram submetidos a uma baixa densidade de alimentação (0,17 verme por cm^2) com somente um predador num compartimento, e a uma densidade mais alta de alimento com dois ou três predadores em outro compartimento. O projeto do experimento foi feito de forma a aumentar a quantidade de alimento na parte mais perigosa da gaiola para determinar até que ponto os filhotes se exporiam a um risco maior para obter mais comida. Os filhotes se mostraram muito sensíveis ao risco de predação. Quando o lado mais perigoso da gaiola tinha dois adultos, os filhotes só passaram a forragear lá quando a densidade de presas foi aumentada para mais do que 0,33 verme por cm^2, ou duas vezes o nível do lado da gaiola com menos risco (Fig. 7.20). Quando havia três predadores, o nível de alimento teve que ser mais do que quatro vezes aquele do lado mais seguro para convencer os filhotes a se arriscarem.

MAIS NA REDE *Suprimentos de Alimento Variáveis e Forrageamento Sensível ao Risco.* Você escolheria um suprimento previsível de um alimento de baixa qualidade ou um suprimento mais variável com uma recompensa média maior?

Neste capítulo, examinamos formas nas quais a seleção natural influencia a locação de tempo e recursos limitados pelos indivíduos para determinar suas histórias de vida — e, de fato, todos os aspectos de sua morfologia, fisiologia e comportamento. Vimos também que as histórias de vida dos organismos são sensíveis às condições ambientais e às variações destas condições. Uma parte do ambiente de todo indivíduo inclui outros indivíduos da mesma espécie com os quais ele interage. Nos próximos dois capítulos, consideraremos como as interações com parceiros, família e membros da sociedade moldam muitas características das histórias de vida dos organismos.

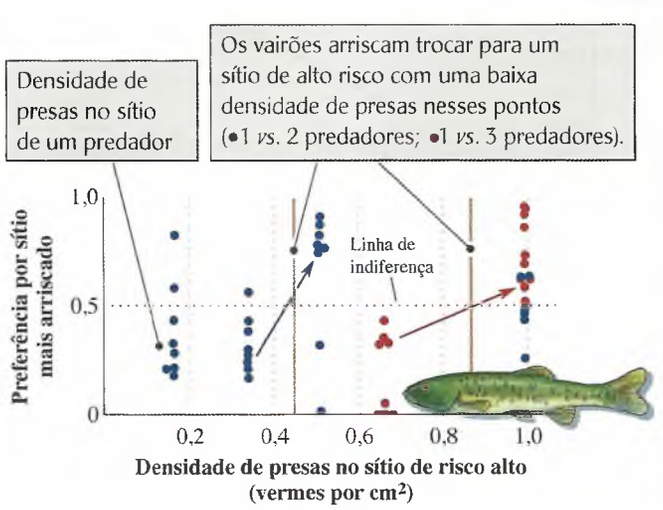


FIG. 7.20 Os peixes forrageando são sensíveis ao risco. Os vairões trocaram a área de forrageamento por uma de maior risco somente quando a densidade de presas naquele lugar excedeu um certo nível crítico. Essa densidade crítica aumentou com o risco relativo do forrageamento. Segundo J. F. Gilliam e D. F. Fraser, *Ecology* 68:1856–1862 (1987).

RESUMO

1. Os atributos da história de vida incluem a idade da maturidade (primeira reprodução), a parição (números de episódios de reprodução), a fecundidade (número de filhotes produzidos por episódios reprodutivos) e a longevidade. Os valores destes atributos podem ser interpretados como soluções para o problema da alocação de tempo e recursos limitados entre várias estruturas corporais, funções fisiológicas e comportamentos.

2. Muitas teorias relativas às variações da história de vida entre as espécies são baseadas no princípio de que tempo e recursos limitados são alocados entre funções competidoras de forma a maximizar o ajustamento da duração da vida.

3. Os atributos de história de vida normalmente variam consistentemente em relação ao ambiente. A variação em um atributo da história de vida está frequentemente correlacionada com a variação em outras. Muitas características da história de vida são agrupadas ao longo de um *continuum* "lento–rápido" de valores.

4. J. P. Grime reconheceu três grupos de atributos de história de vida entre as plantas associadas com ambientes ruderais, estressantes e altamente competitivos.

5. Uma história de vida otimizada é aquela que resolve os conflitos entre as demandas competidoras de sobrevivência e reprodução para o melhor benefício do indivíduo em termos de seu ajustamento.

6. Uma reprodução adiada é favorecida quando a duração de vida é relativamente longa e quando um crescimento ou acumulação maior de experiências resulta em uma fecundidade maior posteriormente na vida.

7. As altas taxas de mortalidade adulta favorecem um aumento no investimento da reprodução presente à custa do crescimento, sobrevivência adulta e reprodução futura.

8. Quando a reprodução exige uma preparação de alto custo, a seleção pode favorecer um único evento reprodutivo esgotador seguido de morte, como o do salmão. Este padrão de reprodução é chamado de semelparidade, e é o inverso da iteroparidade, ou reprodução repetida.

9. A senescência, a deterioração progressiva da função fisiológica com a idade, causa declínio na fecundidade e na probabilidade de sobrevivência. A senescência é causada pelo desgaste e degradação natural da vida, e é inevitável. As taxas de senescência, contudo, estão sujeitas à seleção natural.

10. Devido às causas extrínsecas de mortalidade, poucos indivíduos na maioria das populações naturais sobrevivem até uma idade tardia. Em consequência, a força da seleção sobre os atributos expressados em idades progressivamente mais avançadas diminui. Os indivíduos numa população sujeitos a taxas de mortalidade extrínsecas mais altas envelhecem mais rápido, como previsto pela teoria evolutiva.

11. Quando as condições ambientais resultam em baixa nutrição ou excedem o intervalo de tolerância fisiológica, os organismos podem se basear em recursos armazenados durante o período de abundância, ou entrar em estados de inatividade, como a diapausa ou a hibernação.

12. Em muitos casos, o indivíduo deve antecipar as mudanças ambientais para responder a elas com sucesso. Eles se baseiam em sinais de aproximação, tais como o fotoperíodo, para prever mudanças nos fatores últimos, como suprimento de alimento, que afetam diretamente seu bem-estar.

13. Os indivíduos podem ajustar certos atributos de história de vida, como a idade ou o tamanho na metamorfose e a idade da maturidade reprodutiva em resposta à variação do ambiente, particularmente à variação no risco da mortalidade.

14. Os suprimentos de alimento variam espacialmente, temporalmente e com respeito à qualidade. Assim, indivíduos forrageando devem resolver os conflitos sobre quando, onde e como se alimentar de modo a maximizar o ajustamento.

15. Forrageadores de área central fornecem alimento a um local fixo, tal como um ninho com filhotes. Eles devem equilibrar os custos e riscos de viajar contra o tamanho da área na qual podem forragear.

16. A qualidade de uma área de alimentação é afetada pelo risco da predação sobre um indivíduo forrageando. Muitos animais evitam se alimentar em área de risco, mesmo que haja plenitude de alimento lá. Esta estratégia é denominada de forrageamento sensível ao risco.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que os compromissos entre os atributos de história de vida são observados tão comumente?

2. Na classificação de J. P. Grime dos atributos da história de vida de plantas, por que deveriam as ruderais (ervas) se espalharem através de sementes facilmente dispersáveis, enquanto as resistentes ao estresse se dispersam vegetativamente?

3. Por que deveriam os organismos com baixas taxas de sobrevivência anuais começarem a se reproduzir numa idade maior?

4. Explique por que os organismos enfrentam um compromisso fundamental entre crescimento e fecundidade.

5. Compare e confronte as estratégias de história de vida semélparas e iteróparas.

6. Por que deveria a seleção natural funcionar de forma mais forte sobre os atributos que aprimoram o sucesso reprodutivo no início da vida em vez de no fim da vida?

7. Se pensarmos nos humanos como forrageadores de lugar central, o que você preveria sobre a quantidade de mercadorias trazidas pelos indivíduos que vivem próximo a um mercado comparado com aqueles que vivem longe do mercado?

8. Sob quais condições é a dormência uma estratégia de história de vida eficiente?

9. A lebre-da-neve é um parente do coelho que vive no Canadá e tem pelagem que é marrom no verão mas que se transforma em branco no inverno. Proponha um fator de aproximação e um fator último para esta mudança na cor.

LEITURAS SUGERIDAS

Bazzaz, F. A., et al. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37:58–67.

Bielby, J., et al. 2007. The fast–slow continuum in mammalian life history: An empirical reevaluation. *American Naturalist* 169:748–757.

Borchert, R., et al. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the equator. *Nature* 433:627–629.
Dijkstra, C., et al. 1990. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival. *Journal of Animal Ecology* 59:269–286.
Fleming, I. A., and M. R. Gross. 1989. Evolution of adult female life history and morphology in a Pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution* 43:141–157.
Fontaine, J. J., and T. E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9:428–434.
Gilliam, J. F., and D. F. Fraser. 1987. Habitat selection under predation hazard: Test of a model with foraging minnows. *Ecology* 68:1856–1862.
Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11:92–98.
Hamilton, S. L., et al. 2007. Size-selective harvesting alters life histories of a temperate sex-changing fish. *Ecological Applications* 17:2268–2280.
Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:347–391.
Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology* 53:283–299.
Karban, R., C. A. Black, and S. A. Weinbaum. 2000. How 17-year cicadas keep track of time. *Ecology Letters* 3:253–256.
Miller-Rushing, A. J., and R. B. Primack. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: A community perspective. *Ecology* 89:332–341.
Peckarsky, B. L., et al. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* 82:740–757.
Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257–267.
Reznick, D. N., H. Bryga, and J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357–359.
Ricklefs, R. E., and C. E. Finch. 1995. *Aging: A Natural History*. Scientific American Library, New York.
Ricklefs, R. E., and M. Wikelski. 2002. The physiology–life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17(10):462–468.
Schlichting, C. D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39:460–464.
Sibly, R. M., and J. H. Brown. 2007. Effects of body size and lifestyle on evolution of mammal life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:17707–17712.
Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
Strathmann, R. R. 1990. Why life histories evolve differently in the sea. *American Zoologist* 30:197–207.
Urban, M. C. 2007. Risky prey behavior evolves in risky habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:14377–14382.
Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690.
Young, T. P., and C. K. Augspurger. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6:285–289.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 1

Forrageamento Espacialmente Particionado por Aves Oceânicas

A maioria das aves encontradas nas florestas, campos e jardins se restringem a pequenas áreas de *habitat* durante a estação de reprodução. Em contrapartida, muitas aves marinhas se movem por vastas áreas de oceano para coletar alimento para seus filhotes. As abundâncias de peixes, lulas e outras presas variam muito dependendo da produtividade das águas locais, que é influenciada pela profundidade, correntes, escoamento superficial das áreas costeiras e mistura vertical entre as águas do fundo e superfície, entre outros fatores. Além disso, os melhores lugares para se alimentar não são sempre os melhores para se reproduzir. Como outras aves, as aves marinhas devem depositar seus ovos e criar seus filhotes em terra (Fig. AD 1.1). Locais adequados de nidificação estão às vezes longe dos suprimentos abundantes de alimentos. Por causa deste conflito entre as necessidades de reprodução e alimentação, as aves oceânicas devem fazer compromissos de modo a alocar seu tempo para maximizar seu ajustamento. A natureza desses compromissos tem sido o foco de diversos estudos.

Obter informação sobre o comportamento de uma ave no mar apresenta muitas dificuldades logísticas, mas muito pode ser apreendido indiretamente pela observação das idas e vindas das aves genitoras aos seus locais de ninhos. Dois biólogos franceses, Thierry Chaurand e Henry Weimerskirch, documentaram um padrão incomum de fornecimento de alimento a filhotes por genitores de petréis-azuis em ninhos nas Ilhas Kerguelen no Oceano Atlântico sul. Daremos uma olhada de perto naqueles dados e executaremos algumas análises para entender melhor os problemas que as aves marinhas enfrentam e como elas o resolvem.

FIG. AD 1.1 Uma ave oceânica, o albatroz-de-cabeça-cinza (*Thalassarche chrysostoma*), e seu filhote. R. E. Ricklefs.

Passo 1: Crie um gráfico de barra para determinar se as viagens de forrageamento apresentam uma distribuição de distâncias unimodal ou bimodal.

A Tabela AD 1.1 mostra as distâncias de viagens completas (isto é, nas quais começo e fim foram registrados) executadas por cada adulto em dez ninhos entre 13 de janeiro e 7 de fevereiro de 1990. Você pode desprezar a questão do sexo das aves.

Chaurand e Weimerskirch (1994) sugeriram que as viagens de forrageamento se situam em duas classes distintas: viagens curtas e viagens longas. Alternativamente, este padrão poderia ser o resultado da variação randômica na amostra pequena de viagens de forrageamento. O gráfico de barras parece uma distribuição bimodal, o que é dizer que ele tem dois picos, ou modas. Contudo, pequenas amostras de observações retiradas de

TABELA AD 1.1 Distâncias de viagens de forrageamento completadas

Ninho	Sexo	Distâncias de viagens de forrageamento sucessivas (dias)					
28	M	6	2	6	1	7	1
	F	2	6	2	8	2	
95	M	2	7	5	1		
	F	3	6	2	6	3	
240	M	2	7	2	8		
	F	8	2	7			
532	M	2	7	6	2		
	F	2	7	2	9		
370	M	7					
	F	7	2				
257	M	8	2	7	1		
	F	2	8	1	8		
231	M						
	F	7	8				
232	M	10	2	6	3		
	F	1	8	2	7		
491	M	8	1	8			
	F	1	7	2	8		
278	M	2	7	2			
	F	1	7	1	7		

uma distribuição unimodal subjacente (um só pico) de tamanhos de viagens pode parecer bimodal. Assim, devemos primeiro considerar esta questão estatística: os tamanhos das viagens realmente caem em duas classes discretas, ou poderia esse padrão aparente ter ocorrido apenas por acaso?

Há várias formas de determinar a significância estatística da bimodalidade neste exemplo. Todas elas envolvem o cálculo da probabilidade de que se poderia obter a distribuição observada por acaso. Chaurand e Weimerskirch descobriram que as durações das 70 viagens de forrageamento situavam-se entre 1 e 10 dias. Suponha que a distribuição subjacente fosse uniforme, com uma média de 10% (proporção de 0,10) de todas as viagens ocorrendo a cada um dos 1, 2, 3, ..., 10 dias. Esta distribuição uniforme não é realista, porque os padrões biológicos mais frequentes apresentam distribuições *normais* com um só pico, mas ela demonstra o princípio de testar uma distribuição observada contra alguma expectativa.

- Com uma distribuição uniforme hipotética, quantas viagens de cada tamanho você esperaria? Note que os tamanhos de viagem intermediários (3–5 dias) estão sub-representados e, especialmente, que os pesquisadores não observaram viagens de 4 dias. Este desvio é significativo em relação ao que você esperaria de uma distribuição uniforme? Vamos testar uma previsão simples baseada nesta distribuição.

A probabilidade de qualquer viagem ter exatamente o tamanho de 4 dias é de 0,10, e assim a probabilidade de que uma viagem não seja de 4 dias é de 0,90 (90%). A probabilidade de que nenhuma de duas viagens escolhidas ao acaso de uma distribuição uniforme seja de 4 dias é simplesmente o produto da probabilidade de que cada viagem não seja de 4 dias, que é $0{,}90^2$. Para três viagens a probabilidade se torna $0{,}90^3$, e assim por diante.

- Qual é a probabilidade de que nenhuma das 70 viagens seja de 4 dias? Você consideraria improvável que nenhuma viagem fosse de 4 dias?

Agora suponha que os tamanhos das viagens observadas fossem retirados de uma distribuição normal subjacente (unimodal), com o tamanho intermediário como o mais comum. Você esperaria que a quantidade de viagens de 4 dias fosse maior ou menor numa distribuição unimodal do que numa distribuição uniforme? Isto significa que um teste estatístico baseado numa distribuição uniforme seria relativamente conservador — isto é, ele daria uma probabilidade mais alta do que a distribuição normal de não observar nenhuma viagem de 4 dias?

A despeito do teste estatístico que usamos, encontrar tão poucas viagens de tamanho intermediário (3–5 dias) é altamente improvável. Confiantes de que temos uma distribuição bimodal, consistindo em classes distintas de viagens curtas e longas, podemos fazer perguntas adicionais sobre aquele padrão.

- Os petréis-azuis executam viagens curtas e longas ao acaso — isto é, indiferentemente ao tamanho da viagem anterior?

Passo 2: Determine se há um padrão temporal para a duração das viagens de forrageamento.

Primeiro, divida as durações das viagens em longas e curtas, escolhendo uma duração conveniente como ponto de corte. Que proporção das viagens é de viagens longas e que proporção é de curtas? Dos registros de viagens na Tabela AD 1.1, tabele o número de vezes que uma viagem curta foi seguida por uma viagem longa, e vice-versa. A tabela poderia ser estruturada como mostrado na Tabela AD 1.2.

Podemos testar por uma associação estatística significativa entre as viagens longas e curtas (positiva ou negativa) com um teste χ^2 (leia-se "qui quadrado"), que compara os valores observados com os esperados, de acordo com a hipótese "nula" de não haver correlação. Calcule a proporção de viagens curtas e longas seguintes na amostra toda. Então, para as viagens curtas precedentes, calcule o número esperado de viagens curtas seguintes. Este número é simplesmente o número de viagens seguintes multiplicado pela proporção de viagens seguintes curtas e longas na amostra toda. Faça o mesmo cálculo para as viagens longas precedentes. Você agora tem o número de viagens esperadas para cada uma das combinações de viagens curta–curta, curta–longa, longa–curta e

TABELA AD 1.2 Tabela de amostra de distâncias de viagens registradas

		Viagem seguinte	
		Curtas	Longas
Viagem anterior	Curta	Número de viagens curtas seguidas de viagens curtas	Número de viagens curtas seguidas de viagens longas
	Longa	Número de viagens longas seguidas de viagens curtas	Número de viagens longas seguidas de viagens longas

longa–longa. Calcule o valor de χ^2 como a soma, sobre estas 4 combinações, de (observadas – esperadas)^2/esperadas. O que é,

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E}$$

O valor de χ^2 tem uma distribuição bem conhecida, e a probabilidade de obter-se um valor maior do que 4,0 numa comparação deste tipo é menor do que 5%, o nível de probabilidade normalmente usado para significância estatística.

• Após calcular o valor de χ^2, você acha que há heterogeneidade ou aleatoriedade suficiente nos dados? Os tamanhos das viagens tendem a se alternar (correlação negativa) ou a se agrupar (correlação positiva)?

Passo 3: Interprete os dados: Relacione a taxa de fornecimento de alimento aos filhotes com o efeito de viagens curtas e longas sobre os pais.

Os adultos parecem alternar as viagens de forrageamento longas, com média de 7 dias, com as curtas, com média de 2 dias. Um outro resultado interessante é que, a despeito do tamanho da viagem, a quantidade de comida fornecida a cada filhote em cada ninho foi a mesma: em média, cerca de 60 g (esta é uma quantidade enorme, considerando que um petrel-azul adulto pesa somente 170 gramas em média; por que você acha que as refeições são tão grandes e raras?). Além do mais, os adultos perdem em média cerca de 12 g de massa corporal durante as viagens curtas e ganham quase 10 g nas viagens longas.

• Como você explicaria estas observações? Como poderia a variação espacial no suprimento de alimento no oceano circundante produzir uma estratégia melhor de alternar viagens longas e curtas de forrageamento? Que sinais deveriam os pais usar para escolher entre uma viagem curta e uma longa? Como deveriam eles equilibrarem as consequências de suas decisões para seus filhotes? E para si mesmos?

A quantidade de comida trazida para o filhote é a mesma, seja a viagem longa ou curta, mas, naturalmente, a taxa de fornecimento de alimento (gramas por dia) é muito mais alta para as viagens curtas. Por que os pais não fazem apenas viagens curtas? Considere o fato de que os adultos tendem a perder peso durante as viagens curtas. Esta observação implica que os pais dão mais de seu alimento durante as viagens curtas e digerem e armazenam pouco para si mesmos? Lembre-se, o voo demanda muita energia. Se este é o caso, então por que os pais fazem viagens longas? O fato de que eles ganham peso durante as viagens longas sugere que usam este tempo para recompor as próprias reservas deplecionadas? Chaurand e Weimerskirch se perguntaram se as viagens longas não seriam para áreas distantes com suprimentos excepcionais de alimento.

• Esta hipótese é melhor do que a alternativa, na qual os pais nas viagens longas se alimentam nas mesmas áreas que usam nas viagens curtas, mas guardam para eles uma maior parte das presas que capturam?

Como uma continuação, estudos subsequentes de outras aves oceânicas usando rastreamento por satélite mostraram que muitas espécies alternam viagens curtas e longas e que as viagens longas visam atingir áreas de forrageamento de produtividade excepcionalmente alta.

Literatura Citada

Chaurand, T., and H. Weimerskirch. 1994. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea:* A previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology* 63:275–282.

Veja também: Weimerskirch, H., et al. 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Animal Behavior* 47:472–476.

CAPÍTULO 8

Sexo e Evolução

A natureza está cheia de criaturas bizarras, e poucas têm uma aparência mais bizarra do que as moscas-de-olhos-de-pau (*Teleopsis*) da Malásia, cujos olhos são muito separados nas extremidades de longas projeções que emanam da cabeça. Alguns machos e fêmeas têm estas projeções, mas em algumas espécies elas são até duas vezes mais longas nos machos do que nas fêmeas (Fig. 8.1). As moscas-de-olhos-de-pau se juntam à noite para acasalar, e biólogos de campo observaram que o sucesso de acasalamento dos machos aumenta na relação direta da distância entre olhos. Evidentemente, a diferença de sexo na separação dos olhos resulta da seleção das fêmeas sobre a expressão deste atributo nos machos: as fêmeas preferem se acasalar com os machos que têm grandes separações de olhos. Os ecólogos se referem a este mecanismo de evolução como *seleção sexual*.

Por que existe essa diferença entre os sexos? Se uma distância ampla dos olhos aumenta a detecção de alimento e predadores, poderia se esperar que a distância entre os olhos de machos e fêmeas fosse semelhante. De fato, em algumas espécies de *Teleopsis*, as separações de olhos entre machos e fêmeas não diferem. Como, então, podemos explicar a separação de olhos maior nos machos na outra espécie? Talvez a separação de olhos nessas espécies proporcione uma informação sobre um outro aspecto da qualidade do macho que é importante para as fêmeas.

Duas espécies sexualmente dimórficas de *Teleopsis* (*T. dalmanni* e *T. whitei*) têm razões sexuais desequilibradas na natureza. Suas populações contêm cerca de um terço de indivíduos macho, enquanto na maioria das moscas, incluindo as espécies monomórficas de *Teleopsis*, a razão sexual é próxima de meio a meio. Análises genéticas revelaram a causa desta razão sexual desequilibrada: em muitos machos, as células de esperma que carregam o cromossomo Y são defeituosas, tal que a maioria de sua progênie é fêmea (XX) em vez de macho (XY).

Enquanto a maioria dos machos de *T. dalmanni* e *T. whitei* produzem poucos espermatozoides com Y, alguns machos — aqueles com espaços de olhos mais amplos do que a média — produzem contagens de espermatozoides praticamente normais, e assim um pai *grosso modo* equaliza os números de filhotes machos e fêmeas. Isto foi demonstrado notavelmente em experimentos de seleção artificial executados por Gerald Wilkinson, na Universidade de

FIG. 8.1 O dimorfismo sexual resulta da seleção sexual. Dois grandes machos de *Teleopsis whitei* numa aproximação sobre uma raiz para comparar a separação ocular ao anoitecer na península Malásia. Cortesia de Gerald S. Wilkinson, University of Maryland.

Maryland, e seus colegas Daven Presgraves e Lili Crymes. Eles começaram a duplicar os efeitos da seleção sexual acasalando somente moscas macho com distâncias entre olhos excepcionalmente grandes. Após 22 gerações de tais acasalamentos, a distância média entre os olhos dos machos na população experimental tinha aumentado cerca de 1 mm, ou 10%. Além disso, a percentagem de machos entre a progênie destas moscas tinha aumentado para 50% ou mais. Estes resultados mostram uma conexão genética entre fatores nos machos que corrigiram a deficiência na produção de espermatozoides e fatores que aumentaram a distância entre os olhos. Consequentemente, as fêmeas que escolhem machos com uma distância entre os olhos maior estão também escolhendo machos que produzirão mais filhotes machos.

Por que desejaria uma fêmea produzir mais filhotes machos do que a média da população? A resposta é relativamente simples: quando uma população contém uma proporção menor de indivíduos de um sexo, é vantajoso para um indivíduo produzir mais daquele sexo entre os seus filhotes. Cada indivíduo recebe um conjunto de genes de sua mãe e um de seu pai. Portanto, cada geração tem quantidades iguais de material genético contribuído pelos machos e pelas fêmeas. Quando há muitas fêmeas em uma população, é vantajoso para a mãe produzir mais filhotes machos, porque cada um de seus filhos em média contribuirá com mais conjuntos de genes (os seus genes) para as futuras gerações do que contribuirá cada uma de suas filhas. Assim, quando as fêmeas escolhem machos que têm mais chances de produzir mais filhos do que a média da população, elas aumentam seu próprio ajustamento evolutivo.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A reprodução sexual mistura o material genético de dois indivíduos
- A reprodução sexuada tem custo
- O sexo é mantido pelas vantagens de produzir filhotes geneticamente variados
- Os indivíduos podem ter função feminina, função masculina, ou ambas
- A razão sexual dos filhotes é modificada pela seleção natural
- Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acoplamento de machos e fêmeas numa população
- A seleção sexual pode resultar em dimorfismo sexual

O sexo é um componente básico das histórias de vida de todas as espécies de animais e plantas. Muitos aspectos do sexo, contudo — tais como as proporções de machos e fêmeas numa população, a alocação de recursos entre as funções sexuais masculina e feminina, e até mesmo a presença da reprodução sexual propriamente dita — variam muito de espécie para espécie.

A reprodução, como vimos, é um objetivo último da história de vida de um indivíduo. Na maioria das espécies de organismos

FIG. 8.2 Muito do que observamos na natureza evoluiu para aprimorar o sucesso reprodutivo de um organismo. Um pavão macho abre sua elaborada cauda para atrair fêmeas. Fotografia de Norbert Rosing/Animals Animals.

multicelulares, a maior parte da reprodução é sexuada, o que significa que novos indivíduos vêm da união de gametas femininos e masculinos. Umas poucas espécies abandonaram o sexo completamente, e, como veremos, estas exceções podem nos ajudar a compreender a prevalência da reprodução sexuada na natureza. Alguns dos mais importantes e fascinantes atributos da vida se referem à função sexual. Entre estas, estão as diferenças de sexo, as razões sexuais e os vários dispositivos e comportamentos usados para intensificar o sucesso dos gametas de um indivíduo. A gloriosa cauda do pavão, cujo propósito é tornar seu portador mais atraente para as fêmeas, é uma das produções mais fantásticas da natureza (Fig. 8.2). De fato, o sexo está por trás de muito do que vemos na natureza. Neste capítulo, consideraremos como as funções sexuais influenciam a modificação evolutiva dos organismos e muitos de seus comportamentos como indivíduos. Um bom ponto de partida é o sexo propriamente dito.

A reprodução sexual mistura o material genético de dois indivíduos

Na maioria dos animais e das plantas, a função reprodutiva é dividida entre dois sexos, e a reprodução é executada através da produção de **gametas**. Um gameta macho (o espermatozoide) e um gameta fêmea (o óvulo) se unem num ato de **fertilização** para formar uma única célula, chamada de **zigoto**, da qual um único indivíduo se desenvolve. Esta sequência de eventos é denominada de **reprodução sexuada**. A mistura de material genético de dois genitores resulta em novas combinações de genes na prole. Devido a esta mistura, os filhotes podem se diferenciar um do outro geneticamente. Assim, num ambiente variável, pelo menos alguns filhotes de uma união sexual têm uma probabilidade de ter uma constituição genética que os capacita a sobreviver e reproduzir, a despeito das condições específicas. A reprodução sexual pode também produzir novas combinações de genes previamente ausentes numa população. A expressão de qualquer determinado gene pode ser influenciada por outros genes, e assim novas combinações de antigos genes podem proporcionar uma nova variação para ser trabalhada pela seleção natural. De fato, muitos biólogos acreditam que a reprodução sexual evoluiu como uma forma de gerar a diversidade genética necessária para responder através da evolução a ambientes variados em mutação.

Os gametas propriamente ditos são formados por **meiose**, um tipo especial de divisão celular que acontece nas células de germinação nos órgãos sexuais principais, ou **gônadas**. Os produtos celulares da meiose são **haploides** — isto é, contêm somente um único membro de cada par dos cromossomos presentes nas células do outro indivíduo, as células **diploides**. Cada uma destas células haploides contém um único conjunto completo de cromossomos, mas herdar um determinado cromossomo em particular do pai ou da mãe é, na maioria dos casos, aleatório. Estas células haploides são aquelas que por fim se desenvolverão em gametas. Como consequência da meiose, a constituição genética de cada zigoto é uma combinação randômica e única do material genético de cada um dos quatro avós do indivíduo.

Ao contrário da reprodução sexual, os filhotes produzidos por **reprodução assexuada** são geralmente idênticos um ao outro e ao seu único genitor, e assim nenhum deles tem chance de ser bem adaptado a condições novas. A reprodução assexuada é mais comum em plantas, a maioria de cujas células retém a capacidade de reproduzir um novo indivíduo por completo. Por exemplo, novos brotos que surgem das raízes ou rizomas (brotos subterrâneos), ou mesmo das bordas das folhas, podem dar origem à assim chamada **reprodução vegetativa** para separar indivíduos com genótipos idênticos àqueles da planta "genitora" (Fig. 8.3). Os indivíduos que descendem assexuadamente do mesmo genitor e portam o mesmo genótipo são denominados coletivamente de **clones**. Analogamente, muitos animais simples, como as hidras, os corais e seus parentes produzem brotos na superfície do corpo que se desenvolvem em novos indivíduos. Quando estes filhotes permanecem anexados ao genitor, uma colônia se desenvolve, como no caso dos hidroides, corais, briozoários e muitos outros animais aquáticos.

Alguns animais se reproduzem assexuadamente pela formação de óvulos diploides. Este tipo de reprodução, denominado de **partenogênese**, floresceu em populações inteiramente femininas de peixes, lagartos e alguns insetos, para citar alguns exemplos. Em alguns destes animais, as células de germinação se desenvolvem diretamente em células de óvulos sem passar pela meiose, e todos os óvulos de um indivíduo são portanto geneticamente idênticos. Em outras espécies partenogenéticas, a meiose prossegue através da primeira divisão meiótica, mas a supressão da segunda divisão meiótica resulta em células de óvulos diploides. Embora uma união sexual não esteja envolvida, estes óvulos diferem uns dos outros geneticamente por causa da recombinação (a troca de genes entre cromossomos homólogos) e da seleção independente de cromossomos da primeira divisão

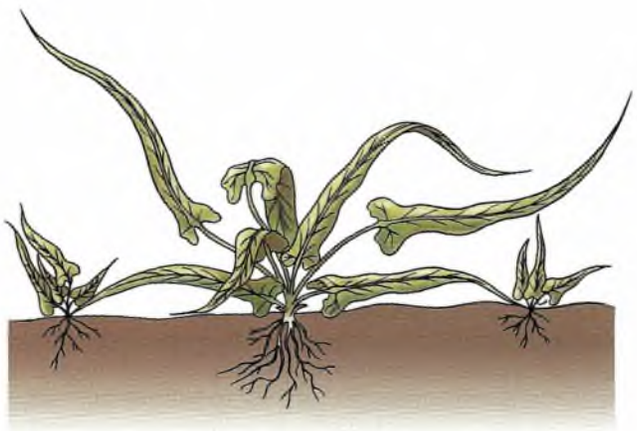


FIG. 8.3 Muitas espécies de plantas se reproduzem assexuadamente. A samambaia (*Asplenium rhizophyllum*) gera uma planta completamente formada a partir da ponta de uma de suas folhas. Segundo V. A. Greulach e J. E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, New York (1962).

meiótica. Numa outra variação da partenogênese, a meiose procede por completo, mas as células que formam os gametas femininos então se fundem para formar óvulos diploides. Este processo é um tipo de autofertilização, e seus produtos variam geneticamente, mas não tanto quando dois pares estão envolvidos na sua produção. Finalmente, os indivíduos que têm ambos os órgãos sexuais, masculino e feminino, podem formar tanto gametas masculinos quanto femininos, e então fertilizá-los eles próprios. Este método de reprodução sexuada é mais frequentemente encontrado em **autofertilização** nas plantas. É sexuada no sentido de que ambos os tipos de gametas são produzidos e uma fertilização acontece, mas se assemelha com a reprodução assexuada no sentido de que os filhotes têm um único genitor.

A reprodução sexuada tem custo

A reprodução sexuada e assexuada são ambas estratégias de história de vida viáveis. A reprodução assexuada é mais comum entre as plantas e encontrada em todos os grandes grupos de animais, com exceção das aves e dos mamíferos. Talvez devêssemos nos surpreender que o sexo ocorra, considerando seus custos para o organismo. As gônadas são órgãos dispendiosos que conferem pouco benefício direto ao indivíduo, além da procriação, e exigem recursos que poderiam ser dirigidos para outros propósitos. O acasalamento, ele mesmo, já é uma grande produção para animais e plantas, envolvendo grandes arranjos florais para atrair polinizadores e elaborados rituais de corte para agradar os parceiros. Estas atividades demandam tempo e recursos, e em muitos casos elevam os riscos de predação e parasitismo.

Para os organismos nos quais os sexos são separados — isto é, naqueles em que os indivíduos são machos ou fêmeas — a reprodução sexuada tem um custo muito mais alto. Este custo é uma consequência do fato de que somente metade do material genético de cada indivíduo produzido vem de cada um dos pais. Comparado com filhotes assexuadamente produzidos, que contêm somente os genes de um único genitor, o filhote de uma união sexuada contribui somente com metade do ajustamento evolutivo de cada um dos pais. Este custo genético de 50% da reprodução sexuada para o indivíduo genitor é algumas vezes denominada de **custo dobrado da meiose**.

A seleção natural favorece aqueles atributos que reproduzem o maior número de cópias de genes que os codificam. Os genes para reprodução assexuada se propagam muito mais rápido que os genes para reprodução sexuada, pelo menos inicialmente. Uma fêmea pode produzir somente um número limitado de óvulos; assim, do ponto de vista de uma determinada fêmea hipotética, produzir filhotes assexuadamente resultaria em duas vezes mais cópias de seus genes na próxima geração do que produzir o mesmo número de filhotes sexuadamente (Fig. 8.4). Sob este cenário, os filhotes machos não apenas seriam supérfluos, mas casar com um macho reduziria a contribuição genética da fêmea para os seus filhotes em 50%.

O custo dobrado da meiose não se aplica necessariamente aos indivíduos com ambas as funções sexuais masculina e feminina, como no caso da maioria das plantas e muitos invertebrados. Quando todos os seus filhotes resultam de uniões sexuadas (exocruzamento), tal indivíduo contribui com um conjunto de seus genes para cada um de seus filhotes produzidos através da função feminina e um número equivalente de conjuntos, em média, para os filhotes produzidos através da função masculina. Mesmo nesta situação, contudo, um indivíduo que desenvolveu alguns de seus óvulos partenogeneticamente teria um ajustamento mais alto, porque ele alocaria menos recursos para a função masculina e passaria duas cópias de seu genoma em vez de uma. O custo dobrado da meiose também não se aplica quando os sexos são separados mas os machos contribuem por meio de cuidado parental tanto quanto as fêmeas com o número de filhotes produzidos. Quando o investimento de um macho genitor dobra o número de filhotes que uma fêmea poderia criar sozinha, o custo do sexo para a fêmea é cancelado.

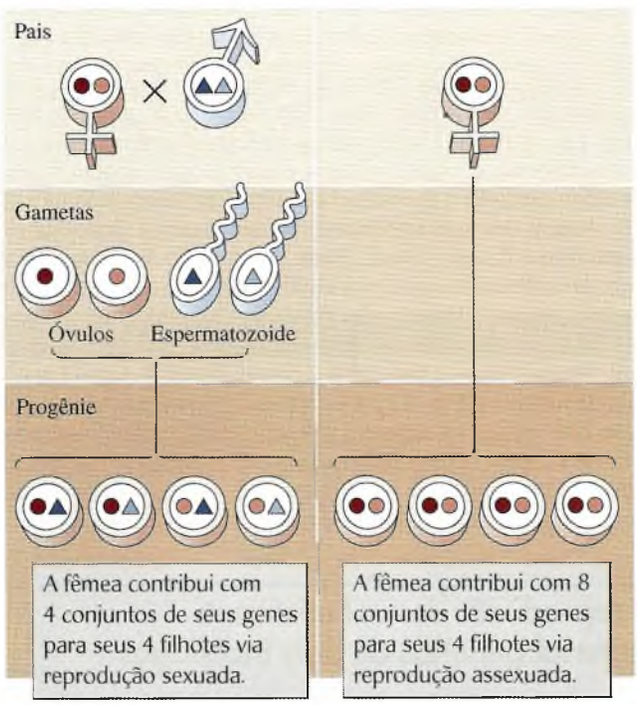


FIG. 8.4 A reprodução sexuada tem custo. Uma fêmea, na reprodução sexuada, contribui somente com metade do conjunto de seus genes para a sua progênie, em relação à reprodução assexuada.

O sexo é mantido pelas vantagens de produzir filhotes geneticamente variados

Se o sexo é tão dispendioso, então por que ele existe? O alto custo de ajustamento da reprodução sexuada é presumivelmente compensado pela vantagem de produzir filhotes geneticamente variados quando o ambiente varia com o tempo ou o espaço. Claramente, o genitor que sobrevive para reproduzir está bem adaptado às condições de seu ambiente. A variação genética entre os seus filhotes aumenta a chance de que pelo menos alguns deles estarão bem adaptados às condições que diferem daquelas do ambiente do genitor. Um outro fator que poderia favorecer o sexo é a eliminação de mutações, que de outra forma se acumulariam nos clones dos indivíduos produzidos assexuadamente. As mutações surgem em cada geração, e a maioria é deletéria. A recombinação durante a meiose torna a remoção de mutações possível. Mas são estas vantagens suficientes o bastante para sobrepujar o custo dobrado da meiose?

Uma resposta parcial para esta questão vem da distribuição esporádica da reprodução assexuada entre os animais complexos. Por exemplo, a maioria das espécies de vertebrados que se reproduzem assexuadamente pertencem a gêneros, tais como *Ambystoma* (salamandras), *Poeciliopsis* (peixes) e *Cnemidophorus* (lagartos), nos quais outras espécies são sexuadas. Esta observação sugere que espécies puramente assexuadas tipicamente não têm histórias evolutivas longas; se tivessem, esperaríamos ver outros grupos taxonômicos maiores de espécies compartilhando este atributo. Assim, o potencial evolutivo de longo prazo das populações assexuadas parece ser baixo, possivelmente devido à sua variação genética grandemente reduzida.

Uma exceção importante a este padrão são os rotíferos, da classe Bdelloidea, um grupo de organismos de solo e água doce simples que constituem mais de 300 espécies. Os machos não existem entre os bdeloides, que aparentemente têm reprodução assexuada desde sua origem a dezenas de milhões de anos atrás. Recentemente, os pesquisadores do laboratório de Alan Tunnacliffe, na Universidade de Cambridge, descobriram alguma coisa inesperada em um dos genes das espécies de bdeloides: o gene foi duplicado dentro do seu genoma, e cada uma das duas cópias produz uma proteína ligeiramente diferente com uma função diferente. Ambas as proteínas proporcionam resistência aos estresses da seca, mas elas funcionam de formas diferentes em lugares diferentes nas células. Os pesquisadores descobriram que esta divergência funcional das cópias de um gene duplicado poderia ser um mecanismo para gerar diversidade no *pool* genético de uma espécie assexuada. De fato, como estes rotíferos não têm sexo para quebrar as combinações genéticas favoráveis, a reprodução assexuada poderia ser mesmo favorável à criação de uma diversidade genética desta forma.

A despeito destes casos raros de partenogênese, a reprodução sexuada é a regra entre os organismos multicelulares. Devido ao custo dobrado da meiose ser tão grande, os ecólogos acreditam que, se queremos entender como a evolução mantém o sexo, é importante encontrar uma vantagem de curto prazo significativa da reprodução sexuada. De outra forma, a reprodução assexuada deveria evoluir na maioria das populações. A maioria dos modelos teóricos baseados em variação temporal espacial no ambiente físico simplesmente não produzem uma vantagem grande o bastante para compensar o custo dobrado da meiose. Uma explicação alternativa promissora é a de que o sexo proporciona uma variação genética necessária para responder às mudanças *biológicas* no ambiente — particularmente mudanças nos patógenos.

Os parasitas, especialmente os micróbios, que causam doenças em seus hospedeiros, são chamados de **patógenos**. Estes organismos podem evoluir muito rapidamente, porque o tamanho de suas populações são grandes e seus tempos de geração curtos comparados com os de seus hospedeiros. A capacidade dos patógenos em desenvolver respostas às defesas de seus hospedeiros colocam um prêmio nas respostas evolutivas rápidas pelas populações dos hospedeiros, que poderiam de certa forma serem levadas a uma redução de número, e talvez à extinção, pelo aumento dos patógenos virulentos. Qualquer genitor deveria se beneficiar da produção de filhotes geneticamente diferentes dele próprio, com combinações únicas de genes para defesas às quais os patógenos dos pais não estão bem adaptados. Desta forma, o sexo e a combinação genética poderiam proporcionar um alvo móvel para os patógenos evoluindo e impedi-los de tomar a dianteira. Esta ideia é chamada de **hipótese da Rainha Vermelha**, assim denominada segundo a famosa passagem do livro de Lewis Carroll *Através do Espelho e o Que Alice Encontrou Lá*, no qual a Rainha Vermelha diz a Alice, "Agora, veja você, você deve correr o máximo que puder para se manter no mesmo lugar". Para este modelo funcionar, os patógenos devem ter potencial para reduzir severamente o ajustamento de seus hospedeiros, e seus efeitos devem ser fortemente dependentes dos genótipos de seus hospedeiros.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os parasitas e o sexo dos caracóis de água doce. Um dos mais convincentes testes da hipótese da Rainha Vermelha foi conduzido por Curt Lively e seus colegas da Universidade de Indiana. Seu teste focalizou-se no caracol de água doce *Potamopyrgus antipodarum*, um habitante comum dos lagos e córregos na Nova Zelândia. A maioria dos caracóis são assexuados, todos clones femininos, mas algumas populações em certas localidades têm cerca de 13% de machos — o bastante para manter alguma diversidade genética. Os vermes trematoides do gênero *Microphallus* normalmente infectam os caracóis e os esterilizam. Os hospedeiros finais no complexo ciclo de vida do *Microphallus* — isto é, os hospedeiros dentro dos quais os estágios sexuados do parasita ocorrem — são patos. Sem surpresa, *Microphallus* é mais abundante em águas rasas de lagos, onde os patos se alimentam (Fig. 8.5).

Um experimento de competição de laboratório mostrou que os caracóis assexuados se reproduzem mais rápido do que os sexuados. De fato, na natureza, os clones assexuados tendem a predominar em áreas onde *Microphallus* está ausente ou é raro, particularmente em águas profundas de grandes lagos. Onde a prevalência da infecção por *Microphallus* é alta, contudo, os indivíduos sexuados são comuns. Esta descoberta sugere que, a despeito de suas taxas reprodutivas mais altas, os clones assexuados não podem persistir em face das altas taxas de parasitismo. De acordo com a hipótese da Rainha Vermelha, como os caracóis em clones assexuados são geneticamente uniformes, o *Microphallus* pode evoluir rápido o bastante para sobrepujar suas defesas.

Lively e seus colegas foram capazes de testar esta ideia tirando caracóis de três profundidades diferentes do lago Alexandrina, Nova Zelândia, e expondo-os aos parasitas obtidos de cada grupo de caracóis. Eles raciocinaram que se os parasitas tinham evoluído para se especializar em populações locais (de profundidade específica) de caracóis, então deveriam ter um sucesso maior em infectar as populações com as quais eles evoluíram. Isto é o que aconteceu, como mostrado na Fig. 8.6: os caracóis tirados das águas rasas foram infectados mais rapidamente por parasitas tirados de águas rasas, e assim por diante. Além disso, as taxas de infecção foram relativamente baixas nos caracóis de águas

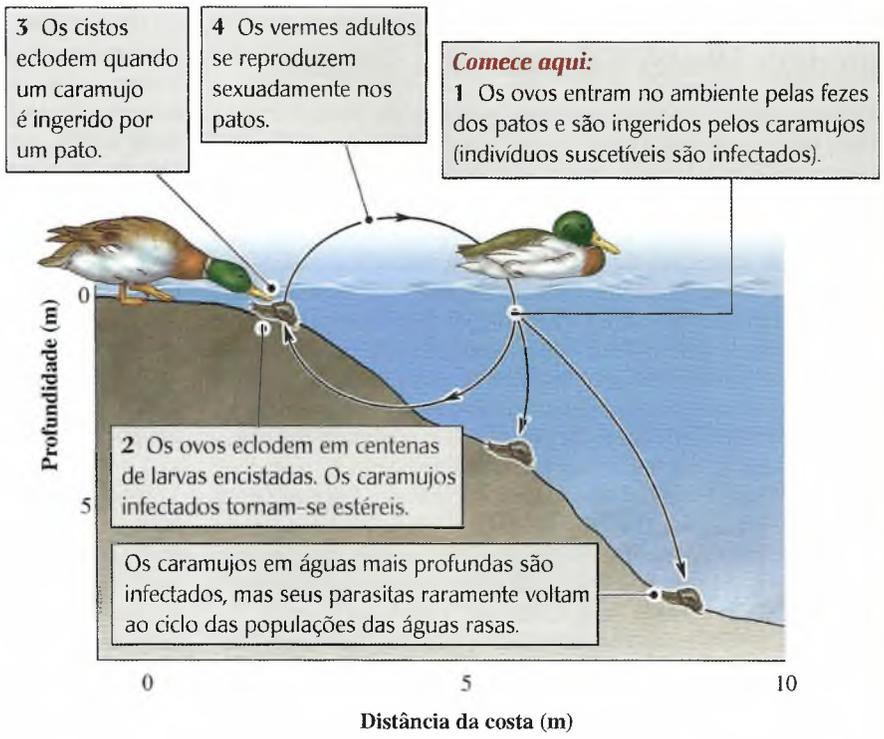


FIG. 8.5 O verme trematoide *Microphallus* é um parasita com um ciclo de vida complexo. Os vermes adultos se reproduzem sexuadamente nos patos. Os estágios larvais se reproduzem assexuadamente nos caramujos, tornando-os estéreis. Segundo C. M. Lively e J. Jokela, *Proc. R. Soc. Land.* B 263:891–897 (1996).

profundas, porque os parasitas tinham pouca oportunidade para se especializar naquelas populações de caracóis. Lembre-se de que os hospedeiros finais — os patos — se alimentam na maior parte em águas rasas, e assim somente as populações de parasitas de águas rasas ciclam regularmente através das populações de hospedeiros caracóis. No lago Alexandrina, os caracóis das águas mais profundas foram infectados em sua maioria por parasitas de populações de águas rasas, quando os patos mergulhavam em águas profundas e deixavam parasitas para trás em material fecal. Como as águas profundas proporcionam um refúgio parcial dos parasitas, as linhagens sexuadas de caracóis não se saem muito bem contra as linhagens assexuadas lá, e a prevalência dos caracóis machos é baixa.

Se os parasitas desenvolveram probabilidades mais altas de infectar indivíduos de clones mais comuns de caracóis ao longo do tempo, então seria esperado que os parasitas fossem menos prevalecentes nos clones raros devido à seleção natural não favorecer a especialização sobre recursos raros. Contudo, os clones raros que sofreram taxas baixas de parasitismo tenderiam a se tornar mais abundantes ao longo do tempo, porque eles permanecem férteis e podem substituir os clones altamente infectados numa população. Então, à medida que os clones se tornam comuns, os parasitas deveriam se desenvolver para se especializar neles, e deveriam por fim reduzir sua abundância. Analogamente, deveríamos ver uma ciclagem nas abundâncias relativas dos clones numa população assexuada ao longo do tempo. Mark Dybdahl e Curt Lively descobriram exatamente um ciclo desses quando observaram clones de *Potamopyrgus* ao longo da costa do Lago Poerua, Nova Zelândia, durante cinco anos, ou cerca de quinze gerações de caracóis. Os dados mostraram uma variação marcante nas abundâncias de quatro clones comuns, assim como um aumento marcante na taxa de infecção por *Microphallus* nos anos após um aumento nas abundâncias de um clone (Fig. 8.7). Estes padrões estão consistentes com as previsões da hipótese da Rainha Vermelha.

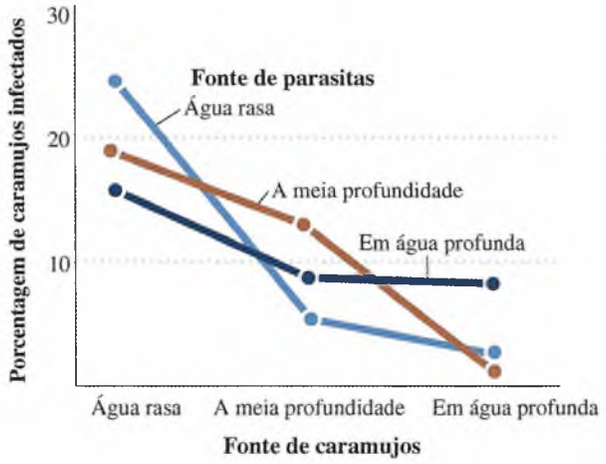


FIG. 8.6 Os parasitas infectam melhor as populações com as quais evoluíram. As populações de caramujos (*Potamopyrgus antipodarum*) coletados de cada uma de três profundidades no lago Alexandrina foram expostas no laboratório aos parasitas (*Microphallus*) coletados dos caramujos das três profundidades diferentes. Dados de C. M. Lively e J. Jokela, *Proc. R. Soc. Land.* B 263:891–897 (1996).

Diversos estudos recentes têm sustentado a hipótese da Rainha Vermelha. Por exemplo, os investigadores descobriram taxas mais altas de exocruzamento — isto é, acasalamentos com outros indivíduos em vez de autopolinização — em espécies de plantas atacadas por uma variedade maior de patógenos fúngicos. No estudo do verme-chato-planariano *Schmidtea polychroa* num lago no norte da Itália, investigadores descobriram que os indivíduos partenogenéticos eram mais frequentemente infectados com diversos parasitas protozoários do que os indivíduos sexuados. A eliminação de mutações pareceu ser um benefício adicional da reprodução sexuada nestas planárias: a mortalidade dos embriões era mais alta nos clones partenogenéticos, um sinal de

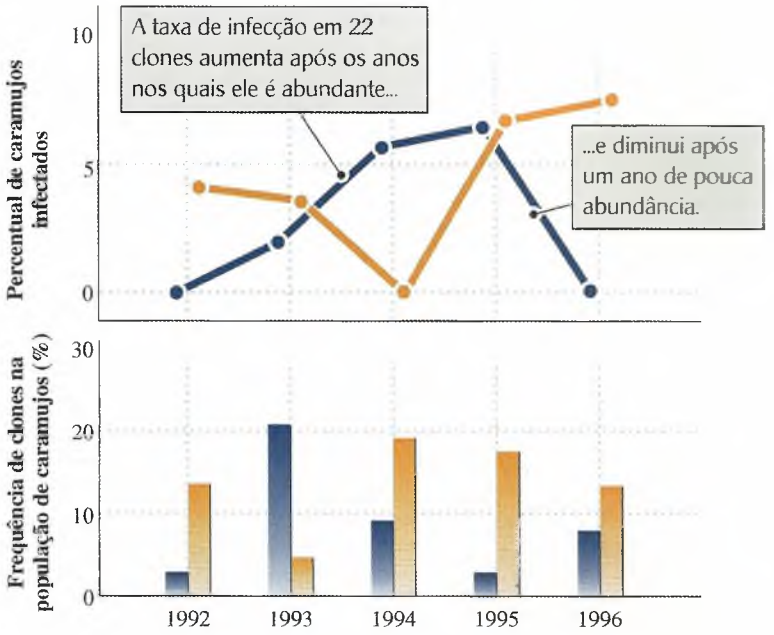


FIG. 8.7 Os ciclos da prevalência dos parasitas seguem os ciclos da abundância de clones assexuados. As frequências de dois clones diferentes numa população do caramujo *Potamopyrgus* do lago Poerua e as taxas de infecção de cada clone por *Microphallus* são apresentadas para 5 anos. Segundo M. F. Dybdahl e C. M. Lively, *Evolution* 52:1057–1066 (1998).

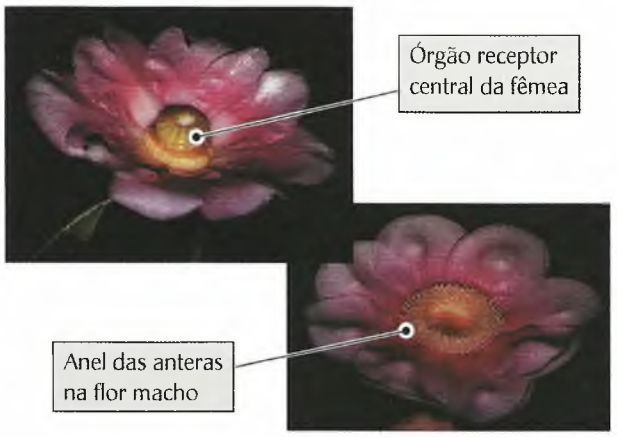


FIG. 8.8 As plantas dioicas têm dois sexos separados. A árvore dioica *Clusia grandiflora* tem flores sexualmente dimórficas, fêmea (acima) e macho (abaixo). Fotografias por Volker Bittrich.

que os clones tinham acumulado mutações deletérias ao longo do tempo. Mais ainda, as taxas de parasitismo e mortalidade do embrião estão correlacionadas entre os clones partenogenéticos, sugerindo que o parasitismo e a acumulação de mutação trabalharam juntas para favorecer a reprodução sexuada.

A despeito do sucesso deste programa de pesquisa, o sexo permanece uma das questões mais desafiadoras que os biólogos enfrentam. Neste ponto, devemos aceitar que o sexo está entre nós e vamos voltar nossa atenção para explorar algumas das consequências da reprodução sexuada na vida dos organismos.

Os indivíduos podem ter função feminina, função masculina, ou ambas

Nos humanos estamos acostumados a pensar em termos de dois sexos, feminino e masculino. Mas as funções sexuais feminina e masculina podem ser combinadas no mesmo indivíduo, ou o indivíduo pode mudar de sexo durante a sua vida. Quando ambas as funções ocorrem no mesmo indivíduo, aquele indivíduo é um **hermafrodita** (em homenagem ao mitológico Hermaphroditus, filho de Hermes e Afrodite, que enquanto se banhava se uniu em um só corpo com uma ninfa). As funções masculina e feminina nos hermafroditas podem ser **simultâneas**, como no caso de muitos caracóis e a maioria dos vermes, ou podem ser **sequenciais**: primeiro masculina em alguns moluscos, equinodermos e plantas; primeiro feminina em alguns peixes.

As plantas que apresentam sexos separados em indivíduos diferentes são chamadas de **dioicas**, do grego *di* ("dois") e *oikos* ("habitante"; a mesma raiz da palavra "ecologia") (Fig. 8.8). As plantas **monoicas** portam flores masculinas e femininas no mesmo indivíduo. A configuração mais comum, contudo, é vista em plantas que possuem **flores perfeitas** (Fig. 8.9), que incluem ambas as partes masculina e feminina. Embora os hermafroditas de flores perfeitas sejam responsáveis por mais de dois terços das espécies de plantas, aproximadamente todas as combinações imagináveis de padrões sexuais são conhecidas. Populações da mesma espécie de plantas têm hermafroditas e indivíduos masculinos ou femininos, ou masculinos, femininos e indivíduos monoicos, ou indivíduos hermafroditas com flores perfeitas e flores masculinas ou femininas. A maioria das populações hermafroditas são completamente **exocruzadas**, o que significa que a fertilização acontece entre gametas de indivíduos diferentes. O caso mais raro de autofertilização será discutido no Capítulo 13.

O padrão sexual que ocorre numa dada população sexuada com exocruzamento depende dos custos de ajustamento relativo e dos benefícios para o indivíduo de ter um sexo ou ambos. Pode-se medir as contribuições de ajustamento da função sexual masculina e feminina pelo número de conjuntos de genes transmitidos aos filhotes através dos gametas masculinos ou femininos. Quando as fêmeas podem atingir ajustamentos adicionais através de alguma quantidade de função masculina, ao desistir de uma pequena parte de sua função feminina, a seleção favorece os indivíduos que deslocam os recursos para a função masculina. Analogamente, os machos que podem adicionar uma função feminina e não cortar muito do ajustamento que poderiam atingir através da função masculina são também favorecidos pe-

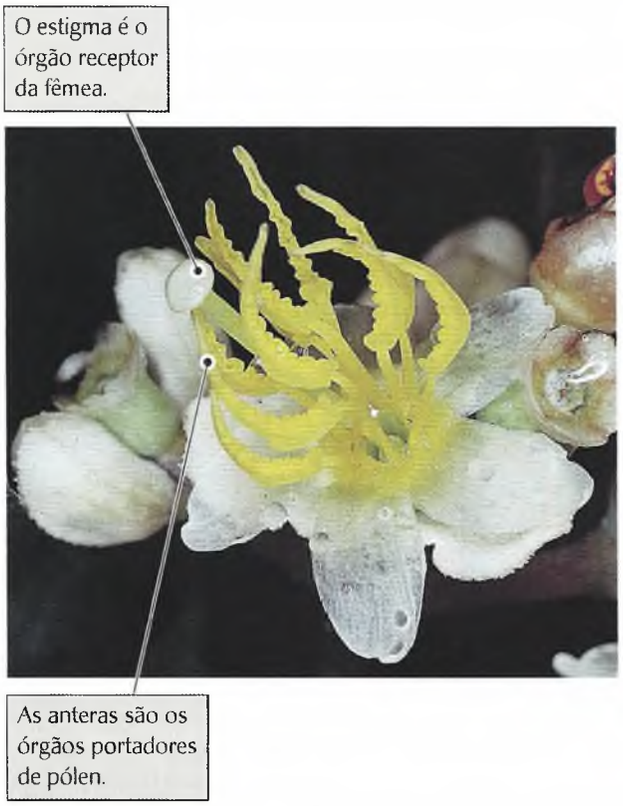


FIG. 8.9 As flores perfeitas contêm tanto os órgãos sexuais masculinos quanto os femininos. A flor perfeita da *Miconia mirabilis* possui anteras e carpelas. Fotografia de R. E. Ricklefs.

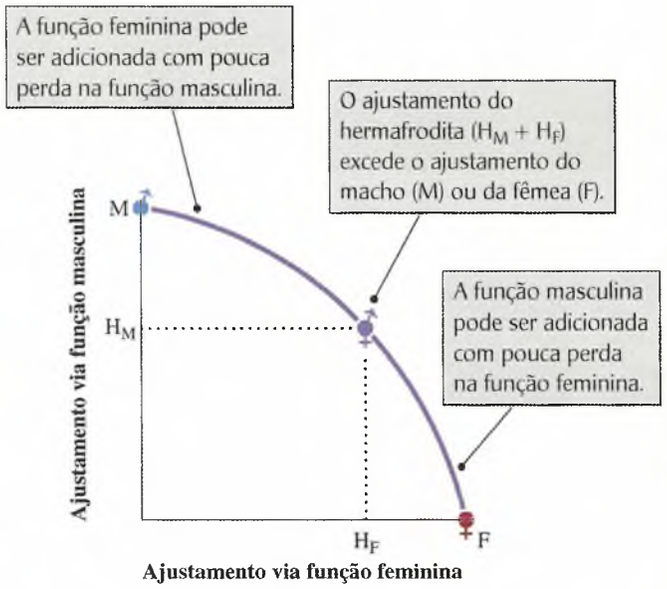


FIG. 8.10 A seleção natural às vezes favorece os hermafroditas. Quando as funções masculina ou feminina podem ser adicionadas com pouca perda de ajustamento para a função sexual oposta, os hermafroditas podem excluir os machos e as fêmeas de uma população.

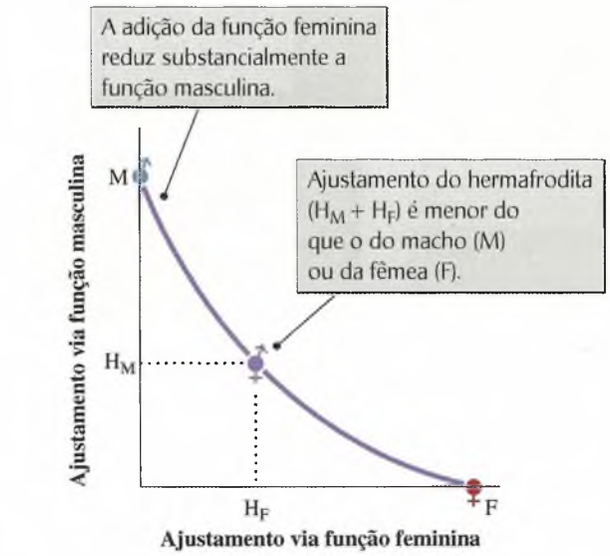


FIG. 8.11 A seleção natural às vezes favorece a separação dos sexos. Quando as funções masculina e feminina interferem uma com a outra no mesmo indivíduo, os hermafroditas têm menos sucesso do que os machos e as fêmeas e são excluídos da população.

la seleção (Fig. 8.10). Pareceria que ambas as flores masculina e feminina pudessem adicionar a outra função sexual com pouco custo. Sobretudo, a estrutura básica da flor e a apresentação floral necessária para atrair polinizadores já estão no lugar em flores de um sexo. Sob estas circunstâncias, esperaríamos que o hermafroditismo surgisse frequentemente, como o faz entre as plantas e as formas mais simples de vida animal.

Muitas plantas hermafroditas têm mecanismos para prevenir a alta fertilização e assegurar o exocruzamento. A autofertilização em muitas destas espécies é impedida por uma autoincompatibilidade (*SI*) dos genes. Os indivíduos com os mesmos genótipos SI (incluindo um indivíduo que se acasala com ele mesmo) não podem produzir filhotes. Em muitos casos, o pólen que cai sobre um estigma com o mesmo alelo SI não germina nem cresce. Nas espécies com sistemas SI, a seleção favorece novos alelos que evitam a incompatibilidade com os alelos existentes na população, e assim a diversidade alélica é frequentemente muito alta. Assim, o sistema SI proporciona algumas das vantagens dos sexos separados, enquanto retém ambas as funções sexuais masculina e feminina do mesmo indivíduo.

Os sexos separados são favorecidos pela seleção quando ganhos no ajustamento de adicionar uma função sexual trazem perdas maiores na outra função sexual (Fig. 8.11). Este pode ser o caso quando o estabelecimento de uma nova função sexual embute um custo fixo substancial antes que quaisquer gametas possam ser produzidos. A função sexual em animais complexos exigem gônadas, ductos e outras estruturas para transmitir os gametas. Mais ainda, em muitos animais, a masculinidade demanda especializações para atração ao acasalamento e combate com outros machos, e feminilidade requer especialização para produção de óvulos ou cuidados com a prole. Tais custos fixos podem colocar o hermafroditismo em desvantagem comparado com a especialização sexuada. De fato, o hermafroditismo ocorre raramente entre espécies de animais que ativamente buscam parceiros e se engajam em cuidados com a prole. Ele é muito mais comum entre animais aquáticos sedentários que simplesmente descartam seus gametas na água.

MAIS NA REDE *Hermafroditismo Sequencial.* Alguns organismos são primeiro machos, e então se tornam fêmeas mais tarde em suas vidas, ou vice-versa.

A razão sexual dos filhotes é modificada pela seleção natural

Os indivíduos masculino e feminino diferem com relação aos seus requisitos ecológicos e suas interações sociais nas populações. Consequentemente, o ajustamento relativo dos machos e das fêmeas pode mudar, dependendo da disponibilidade de recursos, da densidade populacional e outros fatores. Dependendo do ajustamento relativo dos filhotes machos e fêmeas, os pais poderiam produzir mais de um sexo do que de outro. Naturalmente, esta estratégia depende da capacidade dos pais em controlar a proporção relativa de machos e fêmeas (a **razão sexual**) entre seus filhotes. De fato, muitos estudos mostraram que a razão sexual está tanto sob o controle genético quanto individual, e que ela responde à influência seletiva no ambiente.

Os mecanismos da determinação sexual

Nos organismos com sexos separados, se um indivíduo se torna um macho ou uma fêmea, depende de diversos mecanismos. Nos humanos e em outros mamíferos, aves e muitos outros organismos, o sexo é determinado pela herança de cromossomos específicos do sexo. As fêmeas de mamíferos têm dois cromossomos X, e assim têm um genótipo XX, enquanto os machos têm um cromossomo X e um cromossomo Y, e assim têm um genótipo XY. O cromossomo Y é específico dos machos e uma única cópia do cromossomo Y herdada do pai determina que um zigoto se desenvolverá em um macho. Os machos produzem espermatozoides portadores de X e portadores de Y em números aproximadamente iguais. As fêmeas produzem somente gametas portadores de X. Assim, em média, metade da progênie numa população será de fêmeas e metade de machos.

Se isso fosse o fim da história, então teríamos pouco mais a dizer sobre as razões sexuais nas populações, mas de fato é apenas o começo. Muitos fatores podem alterar a razão sexual num sistema de determinação de sexo XY, incluindo a competição entre os espermatozoides portadores de X e Y para fertilizar os óvulos ou selecionar o aborto dos embriões machos ou fêmeas. Em aves e borboletas, a fêmea é o sexo com conjunto de cromossomos XY, e assim as fêmeas podem ajustar a razão sexual de seus filhotes durante a formação do óvulo controlando se um cromossomo X ou Y atinge o óvulo. Quando um único óvulo haploide é formado de uma célula de germinação diploide, somente um de quatro conjuntos de núcleos haploides resultante da meiose é passado para o óvulo. Em consequência, o sistema reprodutivo da fêmea tem algum controle sobre se os conjuntos de cromossomos portadores de X ou Y são distribuídos entre os óvulos. Este controle é tão preciso que em muitas espécies de aves a chance de um filhote ser macho muda previsivelmente do primeiro até o último óvulo posto na ninhada, possivelmente como uma forma de controlar as interações competitivas entre os filhotes machos e fêmeas.

Em algumas espécies, o sexo é determinado pelo ambiente físico. Em diversas espécies de tartarugas, lagartos e aligátores, o sexo de um indivíduo é determinado pela temperatura na qual ele se desenvolve no ovo. Nas tartarugas, os embriões que se desenvolvem em baixas temperaturas produzem machos, e aqueles que se desenvolvem em temperaturas mais altas produzem fêmeas; o inverso é verdadeiro nos aligátores e lagartos.

MAIS NA REDE *Determinação Ambiental do Sexo.* Em muitos répteis, o sexo é determinado pela temperatura na qual o embrião cresce.

Em algumas espécies de peixes, se um jovem se desenvolve em macho ou fêmea depende fortemente do ambiente social. O budião-azul (*Thalassoma bifasciatum*), uma espécie comum de recife de coral (Fig. 8.12), é um hermafrodita sequencial. Quando indivíduos de budião-azul são criados em isolamento, eles invariavelmente se desenvolvem em fêmeas. Quando são criados em pequenos grupos, contudo, pelo menos um dos indivíduos se desenvolve inicialmente em macho sem passar por uma fase feminina. As fêmeas podem se tornar machos mais tarde na vida, quando crescerem o bastante para competir por territórios no recife, mas os machos primários nunca mudam seu sexo.

FIG. 8.12 O budião-azul é um hermafrodita sequencial. Os indivíduos jovens desta espécie desenvolvem-se em machos (como o apresentado aqui) ou fêmeas, dependendo do contexto social. © Zigmund Leszczynski/Animals Animals; todos os direitos reservados.

ECÓLOGOS EM CAMPO **Os efeitos da pesca na troca de sexo.** A costa do sul da Califórnia e da Baixa Califórnia é lugar de um peixe fascinante chamado cabeça-de-carneiro da Califórnia (*Semicossyphus pulcher*). Este peixe é um hermafrodita sequencial: uma vez que ele atinge a maturidade sexual, ele se reproduz primeiro como uma fêmea, mas então, após crescer para um tamanho um pouco maior, muda seu sexo e se reproduz como macho. Como a maioria dos atributos de histórias de vida, a cronologia da troca de sexo está relacionada com o sucesso reprodutivo. Os machos são territoriais, e pequenos indivíduos não podem competir com os grandes machos para assegurar locais de acasalamento. Assim, pequenos indivíduos gozam de um sucesso reprodutivo maior como fêmeas. Grandes indivíduos, contudo, podem obter mais acasalamentos e produzir mais filhotes reproduzindo-se como machos.

O cabeça-de-carneiro da Califórnia tem sido alvo de recentes pescas comerciais e recreativas. De acordo com Scott Hamilton e seus colegas da Universidade da Califórnia em Santa Bárbara, algumas populações do cabeça-de-carneiro têm sofrido pouca pressão de pesca, enquanto outras populações têm sofrido da pesca esportiva desde meados da década de 1960, ou comercialmente pescadas desde o fim da década de 1980. Como os

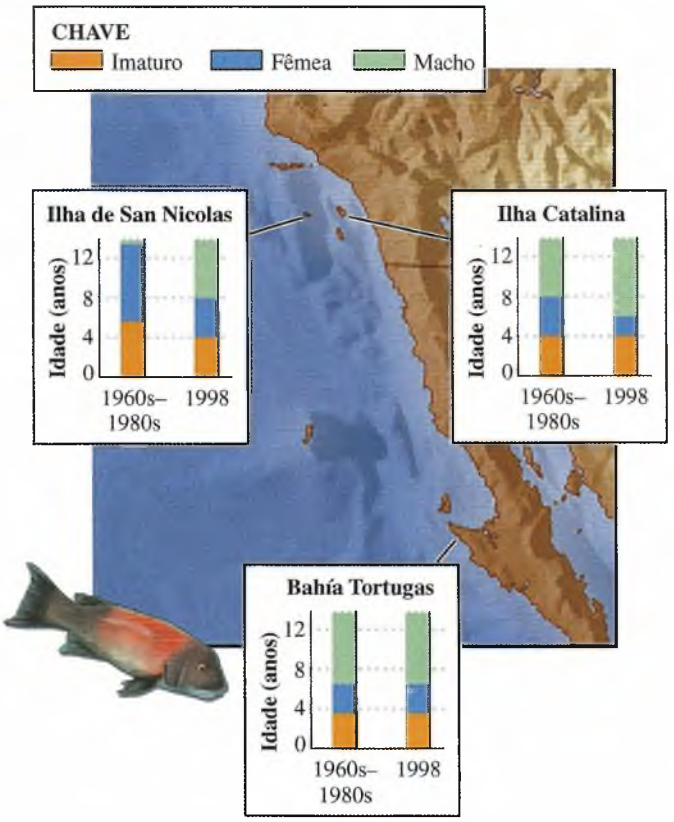


FIG. 8.13 Uma forte pressão de pesca alterou as idades de maturidade e troca de sexo no cabeça-de-carneiro da Califórnia. As idades de maturidade e de troca de fêmea para macho são mostradas para as populações do cabeça-de-carneiro da Califórnia (*Semicossyphus pulcher*) nas décadas de 1960 a 1980 e em 1998 na Bahía Tortugas (pouca pesca), na ilha Catalina (pesca recreativa moderada) e ilha de San Nicolas (forte pesca comercial). Segundo S. L. Hamilton et al., *Ecological Applications* 17:2268–2280 (2007).

peixes maiores são preferidos em ambas as pescas, os pesquisadores se perguntaram se as populações do cabeça-de-carneiro sofrendo uma remoção contínua dos seus indivíduos maiores não passaria por mudanças em suas histórias de vida.

Comparando-se os dados históricos dos peixes coletados do fim dos anos 1960 até o início da década de 1980 com os dados sobre os peixes que eles coletaram em 1998, Hamilton e seus colegas foram capazes de determinar se as histórias de vida, atuais e históricas, diferiam. Numa população que tinha passado por relativamente pouca pesca (Bahía Tortugas), eles descobriram que nem a idade da maturidade, nem a idade de troca de fêmeas para macho, tinham mudado. Numa população que tinha passado por pesca recreativa (ilha Catalina), a idade de maturidade não tinha mudado, mas os peixes nesta população agora trocam de sexo mais cedo do que faziam algumas décadas atrás. Numa população sob forte pressão de pesca comercial (ilha de San Nicolas), tanto a maturidade quanto a mudança de sexo, ambas numa idade mais nova, mudaram (Fig. 8.13).

Em populações fortemente pescadas, como mencionado no Capítulo 7, uma idade mais precoce de maturidade é favorecida porque poucos indivíduos vivem até uma idade maior, e qualquer *indivíduo que possa se reproduzir mais cedo será favorecido.* Uma idade mais precoce de troca de sexo é favorecida porque a remoção dos peixes grandes se reporta à remoção dos machos. Assim, qualquer indivíduo que pode mudar de fêmea para macho mais cedo terá um número maior de fêmeas potenciais com as quais ele possa se acasalar e menos competição dos machos maiores. Desta forma, as atividades humanas podem influenciar as histórias de vida de organismos em períodos de tempo relativamente curtos.

Evolução da razão sexual

Quando os sexos são separados, pode-se definir a razão sexual entre a progênie de um indivíduo ou de uma população como o número de machos em relação ao número de fêmeas. Como as fêmeas e os machos ocorrem numa relação de aproximadamente 1:1 na população humana, e nas populações da maioria das espécies também, consideramos que a razão sexual 1:1 é a condição normal e olhamos os desvios desta razão como casos especiais. Contudo há muitos destes desvios.

Como vimos, um sistema de determinação de sexo XY tende a produzir uma razão sexual de 1:1. Contudo, em vez de usar esta tendência para explicar os números aproximadamente iguais de machos e fêmeas observados, deveríamos nos perguntar por que este mecanismo particular de determinação sexo é tão comum. Isto é, por que é um mecanismo que produz uma relação sexual de 1:1 aparentemente favorecida pela seleção natural?

Podemos explicar a predominância da razão sexual de 1:1 pelo seguinte raciocínio simples, delineado no início deste capítulo: cada filhote de uma união sexuada tem exatamente uma mãe e um pai. Consequentemente, se uma razão sexual de uma população não for 1:1, indivíduos do sexo mais raro gozarão de sucesso reprodutivo maior porque competirão por acasalamentos com menos competidores do mesmo sexo (Fig. 8.14). Por exemplo, se uma população de dois machos e cinco fêmeas produzir dez filhotes, cada macho contribuirá com cinco conjuntos de genes para aqueles filhotes, mas cada fêmea contribuirá somente com dois conjuntos de genes. Consequentemente, os indivíduos do sexo mais raro contribuiriam com mais conjuntos de seus genes para as gerações subsequentes do que o sexo mais comum o faria. Assim, quando uma população tem mais fêmeas do que machos, a seleção natural favorecerá qualquer tendência genética da parte de um genitor para produzir uma proporção maior de filhotes machos. Isto aumentará a frequência de machos na população e trará a razão sexual de volta para perto de 1:1. Analogamente, quando as fêmeas são o sexo mais raro, os genótipos que aumentam a proporção da progênie feminina serão favorecidos, e a frequência de fêmeas na população aumentará. Quando machos e fêmeas são igualmente numerosos, os indivíduos de ambos os sexos contribuem igualmente para as futuras gerações em média, e diferentes frequências de machos e fêmeas produzidos aleatoriamente entre a progênie de um indivíduo não têm consequência para o seu sucesso relativo reprodutivo de longo prazo. Como o ajustamento dos genes que afetam a razão sexual depende das frequências de machos e fêmeas numa população, diz-se que a evolução da razão sexual é o produto da **seleção dependente da frequência**.

MAIS NA REDE *A Condição Feminina e a Razão Sexual dos Filhotes.* As fêmeas de mamíferos deveriam produzir filhotes machos somente quando elas estão em excelentes condições e podem criar filhos que são competidores superiores.

Esta explicação para a razão sexual 1:1 depende, contudo, de os indivíduos terem a capacidade de se acasalar com indivíduos não aparentados numa grande população. Quando os indivíduos

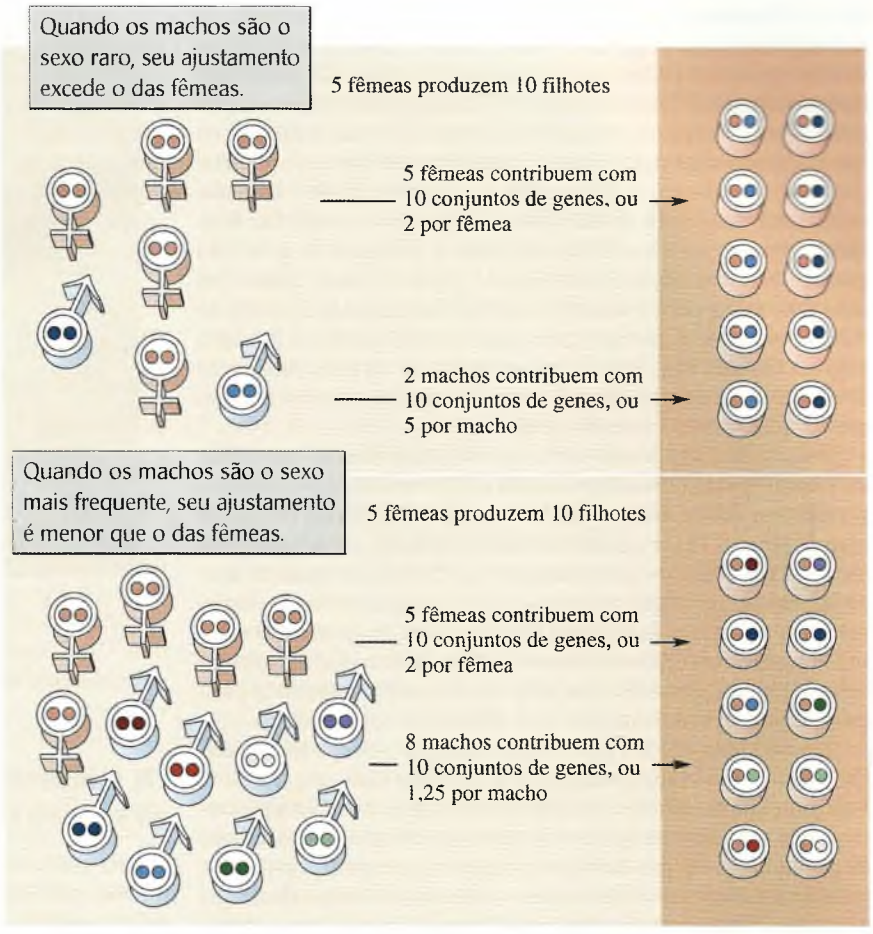


FIG. 8.14 A vantagem do sexo raro leva à razão sexual de 1:1. Como cada filhote tem contribuições genéticas iguais de seu pai e de sua mãe, o sexo mais raro na população contribui, em média, com mais conjuntos de seus genes para a próxima geração. Este fato explica as proporções praticamente iguais de machos e fêmeas observadas na maioria das populações.

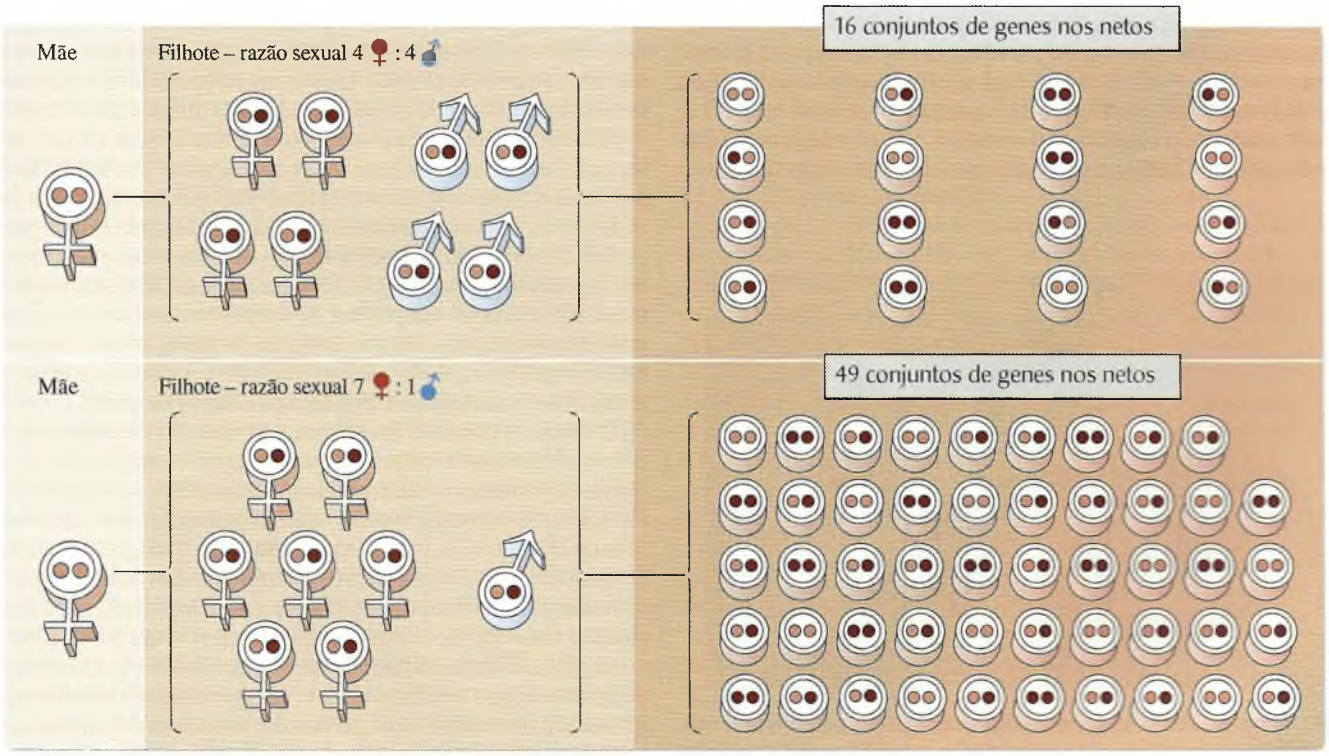


FIG. 8.15 A competição por acasalamento local favorece a produção de filhas. Quando as oportunidades de acasalamento são restritas aos irmãos, e a fecundidade total (número de filhotes fêmeas e machos) é limitada, as fêmeas devem produzir uma alta proporção de filhas na sua progênie.

não se dispersam para longe de onde nasceram, ou quando se acasalam antes da dispersão, o acasalamento normalmente ocorre entre parentes próximos (uma situação conhecida como **endocruzamento**). Num extremo, o acasalamento pode ocorrer entre a progênie de um determinado genitor. Nesta situação, conhecida como **competição por acasalamento local**, a competição entre machos por acasalamento ocorre entre irmãos. Do ponto de vista do genitor destes filhotes, um filho serviria tão bem quanto muitos para fertilizar suas irmãs e propagar os genes do genitor. Nesta situação, o número de cópias de seus genes que uma mãe passa para a sua neta depende somente do número de filhas que produz, porque cada contribuição genética do filho para os filhotes daquelas filhas também virá da mãe. Assim, as fêmeas que produzem filhas à custa de filhos terão mais netos e maior ajustamento evolutivo (Fig. 8.15).

O acasalamento irmão–irmã ocorre normalmente em certas vespas que parasitam outros insetos ou deixam seus ovos e completam seu desenvolvimento larval dentro de frutas de certas plantas (Fig. 8.16). Para muitas destas espécies, os hospedeiros são tão escassos, e os acasalamentos tão difíceis de realizar, que as fêmeas se acasalam onde elas eclodem antes de se dispersarem para encontrar novos hospedeiros sobre os quais depositar seus próprios ovos. Estas vespas podem determinar a razão do sexo entre sua progênie, e aquela razão pode ser prevista pelo grau de endocruzamento que seus filhotes experimentarão.

Quando uma única vespa fêmea parasita o hospedeiro, seus filhotes fêmeas serão limitados a se acasalar com seus irmãos. Sob estas circunstâncias, os filhotes machos contribuiriam pouco para o sucesso reprodutivo de sua mãe, como descrito acima. Portanto, estas vespas desviam a razão sexual de sua progênie grandemente em favor de fêmeas — até o ponto de produzir somente um macho por ninhada em algumas espécies. Os machos de muitas dessas espécies não possuem asas, e em casos extremos fertilizam suas irmãs ainda como larvas dentro do hospedeiro. Quando duas ou mais fêmeas depositam seus ovos no mesmo hospedeiro, contudo, os filhotes machos podem se acasalar ou com as suas irmãs ou com as filhas das outras fêmeas. Assim, como seria esperado, a proporção de machos numa ninhada aumenta à medida que aumenta a possibilidade de que irmãos possam inseminar os filhotes fêmeas de outra fêmea.

FIG. 8.16 Muitas vespas parasitas se acasalam com irmãos nos seus hospedeiros. Uma vespa fêmea braconídia (*Nasonia vitripennis*) deposita seus ovos na pupa de uma mosca. Suas filhas amadurecerão e se acasalarão com seus irmãos na pupa antes de se dispersarem para depositar seus próprios ovos. Cortesia de John H. Werren.

Como as vespas controlam o sexo de seus filhotes? Os himenópteros (abelhas, formigas e vespas) determinam o sexo de seus filhotes por um mecanismo incomum: os ovos fertilizados produzem fêmeas e os ovos não fertilizados produzem machos. Consequentemente, as fêmeas são diploides e os machos haploides, uma condição conhecida como **haplodiploidismo**. As fêmeas reprodutivas podem controlar a razão sexual de seus filhotes simplesmente armazenando espermatozoides quando elas se acasalam e usando-o — ou não — para fertilizar seus ovos.

Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acoplamento de machos e fêmeas numa população

O **sistema de acasalamento** de uma população descreve o padrão de acasalamentos entre machos e fêmeas — por exemplo, o número de acasalamentos simultâneos ou sequenciais que cada indivíduo tem e a permanência da união do casal entre eles. Assim como a razão sexual, o sistema de acasalamento de uma população está sujeito à seleção natural e à modificação evolutiva. Consequentemente, os sistemas de acasalamento podem normalmente ser explicados pelas relações ecológicas dos indivíduos.

Os sistemas de acasalamento refletem a variação no sucesso reprodutivo masculino e feminino

É uma assimetria básica da vida que as funções masculina e feminina contribuem diferentemente para o ajustamento evolutivo de um indivíduo. O sucesso reprodutivo de uma fêmea depende da capacidade dela de produzir ovos e de outra forma proporcionar a ela filhotes. Cada grande gameta feminino demanda muito mais recursos do que cada pequeno gameta masculino, e assim a capacidade de uma fêmea em obter recursos para construir seus ovos determina sua fecundidade. O sucesso reprodutivo de um macho normalmente depende do número de ovos que pode fertilizar.

Os machos que se acasalam com tantas fêmeas quanto conseguem localizar normalmente proporcionam aos seus filhotes não mais do que conjuntos de genes. Tais machos são ditos promíscuos. A **promiscuidade** normalmente impede uma ligação duradoura do casal. Entre os táxons animais como um todo, a promiscuidade é de longe o sistema de acasalamento mais comum, e é universal nas plantas de exocruzamento. A promiscuidade está associada com um alto grau de variação no sucesso de acasalamento do macho: alguns machos promíscuos podem obter dúzias de acasalamentos enquanto outros nenhum.

Quando os óvulos e os espermatozoides são liberados diretamente na água ou o pólen é descartado no vento, muito da variação no sucesso de acasalamento do macho é simplesmente aleatório. Se um espermatozoide em particular é o primeiro a encontrar um óvulo, isso é em grande parte uma questão de sorte. Quando os machos atraem ou competem por acasalamentos, contudo, o sucesso reprodutivo pode ser influenciado por fatores como o tamanho do corpo e a qualidade das apresentações de corte, que são controladas por fatores genéticos e pela condição do macho, como veremos abaixo. Mesmo quando a fertilização é aleatória, os machos que produzem a maioria dos espermatozoides ou pólen estão ligados ao pai da maioria dos filhotes em média.

O sistema de acasalamento no qual um único indivíduo de um sexo forma ligações duradouras com mais de um indivíduo

FIG. 8.17 Os elefantes-marinhos são polígamos. Machos bem-sucedidos atraem muitas fêmeas e as defendem contra os avanços sexuais de outros machos. Frans Lanting/Minden Pictures.

do sexo oposto é chamado **poligamia.** Mais frequentemente, um macho se acasala com mais de uma fêmea, em cujo caso o sistema é denominado de **poliginia** (literalmente, "muitas fêmeas"). Os casos raros de uma única fêmea ter mais do que um acasalamento com um macho são denominados de **poliandria**. A poliginia pode exigir que o macho defenda diversas fêmeas contra tentativas de acasalamento de outros machos (Fig. 8.17), ou defenda territórios ou sítios de ninhos aos quais as fêmeas são atraídas para criar seus filhotes. Assim, a poliginia pode surgir devido a um macho querer impedir acesso de outros machos a mais de uma fêmea, em cujo caso a sua contribuição para sua progênie pode ser primordialmente genética, ou porque ele pode controlar ou proporcionar recursos de que as fêmeas precisam para a reprodução.

A **monogamia** é a formação de uma união entre um macho e uma fêmea que persiste pelo período que é exigido para criar seus filhotes, e o qual pode durar até que um deles morra. A monogamia é favorecida primordialmente quando os machos podem contribuir substancialmente para o número e a sobrevivência de seus filhotes proporcionando cuidado parental. Assim, é mais comum em espécies com filhotes dependentes, que podem ser cuidados igualmente bem por ambos os sexos. A monogamia não é comum em mamíferos, porque os machos nem carregam o embrião em desenvolvimento nem produzem leite. Mas é comum entre aves, especialmente aquelas nas quais os pais alimentam seus filhotes. As aves macho e fêmea podem encubar ovos e alimentar os jovens igualmente bem.

Levantamentos genéticos recentes de populações de aves monogâmicas revelaram que outros machos diferentes do parceiro da fêmea podem ser o pai de alguns de seus filhotes em resultado da assim chamada **copulação extrapar** ou **EPC**. Um terço ou mais dos filhotes produzidos por algumas espécies monogâmicas contêm um ou mais filhotes produzidos por um macho diferente. A maioria das EPCs são acasalamentos com machos de territórios vizinhos. Este comportamento certamente aumenta, a um custo relativamente pequeno, o ajustamento daqueles machos vizinhos. Não se sabe se a EPC aumenta o ajustamento de uma fêmea acasalada, mas poderia ser se os machos vizinhos tiverem melhores genótipos do que seu par, ou se o sucesso reprodutivo dela é aumentado por uma maior variação genética entre seus filhotes. A constante ameaça de EPCs também selecionou fortemente para comportamentos de **guarda de acasalamento** por parte dos machos durante seus períodos de acasalamento e fertilidade.

As plantas podem também ter sistemas de acasalamento bastante complexos, mesmo que a maioria das espécies consista em indivíduos hermafroditas. Em um sistema alternativo chamado de *ginodioicia*, hermafroditas e fêmeas coexistem na mesma população. A ginodioicia ocorre quando as mutações surgem entre plantas hermafroditas que levam à esterilidade no macho, dessa forma criando plantas que são, para todos os propósitos, fêmeas. Em muitos casos, estes genes estão presentes nos cloroplastos e são transmitidos por herança citoplasmática do genitor fêmea. Este é o caso do tomilho-comum (*Thymus vulgaris*), um nativo da região mediterrânea que é reconhecido como uma erva usada para dar cheiro aos alimentos.

Entre as plantas de flores, os genes citoplasmáticos são transmitidos somente através dos gametas femininos — os óvulos. Os gametas masculinos consistem quase inteiramente em núcleos, e passam muito pouco citoplasma para o zigoto. Assim, é a genitora feminina que transmite cloroplastos, e os genes que eles contêm, ao zigoto, junto com o citoplasma no óvulo. Quando a função masculina (isto é, a flor macho e a produção de pólen) compete com a produção feminina (produção de óvulo) pelos recursos da planta, os genes citoplasmáticos que reduzem a função masculina ou mesmo causam esterilidade masculina são fortemente favorecidos, porque a função masculina não contribui para o ajustamento dos genes citoplasmáticos. Contudo, a pressão de seleção sobre os genes citoplasmáticos está em vantagem sobre a dos genes nucleares, que são transmitidos igualmente através das funções masculina e feminina. Se os genes da esterilidade masculina aumentarem em frequência, as populações podem não ter bastante hermafroditas com função masculina para proporcionar pólen para a fertilização, e o sucesso reprodutivo feminino pode declinar. Sob estas circunstâncias, os genes restauradores nucleares, que bloqueiam a ação dos genes da esterilidade citoplásmica, são fortemente favorecidos para restaurar a função sexual masculina.

Estas pressões de seleção compostas nos genes citoplasmáticos e nucleares constituem um conflito constante que determina mudanças nas razões sexuais das populações de tomilho. A razão sexual real de uma população depende da disponibilidade de esterilidade masculina e genes restauradores. Cada um destes tipos de genes surge esporádica e espontaneamente por mutação. Ao longo do tempo, a razão sexual para o tomilho está raramente em equilíbrio — ela está constantemente mudando para trás e para a frente entre níveis relativamente altos e baixos de esterilidade masculina.

Esta breve revisão de sistemas de acasalamento mal arranhou a superfície deste fascinante e complexo tópico. Você poderia desejar buscar informação sobre o gudião, no qual os machos têm duas variedades: indivíduos grandes e dominantes que defendem territórios de procriação e pequenos machos furtivos que roubam copulações com fêmeas atraídas para os territórios dos machos dominantes. De fato, os peixes podem ter a maior gama de táticas reprodutivas de qualquer grupo animal. Algumas espécies partenogenéticas eliminaram os machos, mas as fêmeas devem, contudo, se acasalar com machos de uma espécie diferente para iniciar o desenvolvimento de seus óvulos. Os conflitos entre os sexos, particularmente em espécies promíscuas, é um

tema comum no mundo animal. As fêmeas podem ser severamente feridas por tentativas de copulação repetidas dos machos, e em muitas espécies as fêmeas têm estratégias para impedir isso. Muito desta incrível diversidade de comportamento tem sido registrada em diferentes circunstâncias ecológicas de espécies, como veremos a seguir.

MAIS NA REDE *Estratégias Alternativas Reprodutivas dos Machos.* Machos de diferentes espécies assumem diferentes abordagens para ganhar os favores de uma fêmea.

O modelo limite de poliginia: Relacionando os sistemas de acasalamento com a ecologia

Em alagados de tifáceas (*Typha*) por toda a América do Norte, machos de tordos-sargentos (*Agelaius phoeniceus*) estabelecem territórios no início da primavera (Fig. 8.18). O *habitat* de alagado é heterogêneo em relação à cobertura da vegetação e à profundidade da água, o que afeta o suprimento de alimento e a segurança dos ninhos contra os predadores, e portanto estes territórios variam grandemente em sua qualidade intrínseca. As fêmeas voltam para as áreas de procriação depois dos machos, pelo tempo que os machos já estabeleceram territórios. O que estas fêmeas procuram para o acasalamento?

Como vimos, uma fêmea aumenta sua fecundidade escolhendo um território ou um parceiro de alta qualidade. Um macho ganha ajustamento aumentando o número de seus acasalamentos, enquanto o seu território contiver suficientes recursos. Assim, a poliginia surge quando uma fêmea pode obter um sucesso reprodutivo maior compartilhando um macho com uma ou mais fêmeas do que ela poderia formando uma relação monogâmica com outro macho.

Suponha que a qualidade de dois territórios de machos difiram tanto que uma fêmea poderia criar tantos filhotes no território melhor, enquanto compartilhando-o com outras fêmeas e tendo pouco ou nenhuma ajuda do seu parceiro, quanto num território pior com a ajuda de um parceiro monogâmico. O ponto no qual o sucesso reprodutivo de uma fêmea poligínica num território melhor iguala aquele de uma fêmea monogâmica num território pior é denominado de **limite de poliginia** (Fig. 8.19). De acordo com o modelo de limite de poliginia, ela poderia ocorrer somente quando a qualidade dos territórios dos machos varia tanto que algumas fêmeas teriam sucesso reprodutivo maior quando acasaladas com um macho poligínico num território de alta qualidade do que se acasaladas com um macho monogâmico num território de baixa qualidade.

As fêmeas de tordos-sargentos parecem avaliar a qualidade dos territórios dos machos, e as primeiras fêmeas a chegarem se unem monogamicamente com os melhores machos — isto é, aqueles que retêm os melhores territórios. Uma fêmea tardia é confrontada com a escolha entre se acasalar monogamicamente

FIG. 8.18 O macho do tordo-sargento faz uma apresentação notável. Os machos que se estabelecem nos territórios na primavera fazem apresentações para atrair as fêmeas e defender seus territórios contra outros machos. Fotografia de Richard Day/Animals Animals.

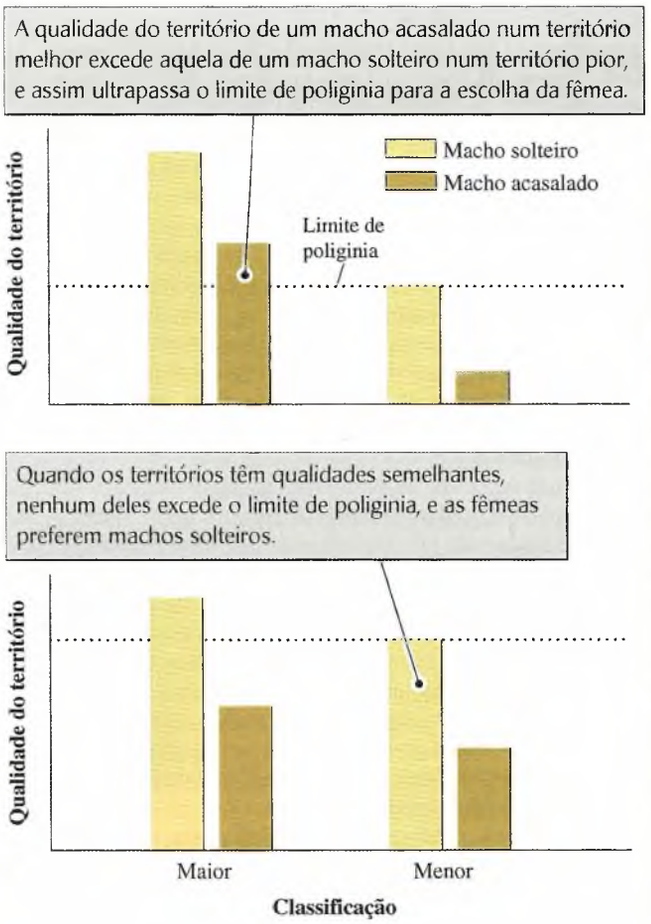


FIG. 8.19 O modelo de limite de poliginia prevê a variação na qualidade do *habitat* na qual a poliginia ocorrerá. Quando a qualidade do *habitat* varia o bastante, as fêmeas podem gozar de um sucesso maior acasalando-se poliginicamente com um macho de território de melhor qualidade do que com um solteiro de território de pior qualidade.

com um macho de território de qualidade baixa ou poliginicamente com um macho de território de qualidade alta, mas compartilhando seus recursos com uma ou mais outras fêmeas. A poliginia é favorecida neste sistema pela grande variação de recursos no ambiente do alagado. Ao contrário dos tordos-sargentos, muitas aves de floresta vivem em *habitats* que são mais homogêneos que os alagados. Como os territórios das aves das florestas variam menos em qualidade, a maioria dessas espécies são principalmente monogâmicas; poucos territórios situam-se acima do limite de poliginia.

A seleção sexual pode resultar em dimorfismo sexual

A despeito do sistema de acasalamento, os estágios iniciais de reprodução em muitas espécies envolvem escolher parceiros. Nos sistemas de acasalamento promíscuo e poligênico, os machos ganham ao se acasalarem com quantas fêmeas puderem, mas a escolha dos machos é normalmente uma prerrogativa da fêmea. Como deve uma fêmea escolher entre machos que fazem a corte pela sua atenção? Se os machos diferirem em características óbvias que pudessem afetar o sucesso reprodutivo de uma fêmea, e se seus filhotes pudessem herdar aqueles atributos, ela deveria escolher acasalar-se com um macho de mais alta qualidade. Naturalmente, os machos deveriam fazer tudo que estivesse em seu alcance para propagandear sua qualidade — eles deveriam "se mostrar". Esta intensa competição entre machos por acasalamentos resultou na evolução de atributos masculinos para uso em combate com outros machos ou para atrair fêmeas. Essa seleção de um sexo por características específicas nos indivíduos do sexo oposto é denominada de **seleção sexual**.

O resultado comum da seleção sexual é o **dimorfismo sexual**, significando uma diferença na aparência externa entre machos e fêmeas da mesma espécie. A seleção sexual tende a produzir dimorfismo sexual no tamanho do corpo, ornamentação, coloração e comportamento de corte. Estes atributos que distinguem os sexos, para além dos órgãos sexuais propriamente ditos, são conhecidos como **características sexuais secundárias**. Charles Darwin, no seu livro *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* ("A Descendência do Homem e a Seleção em Relação ao Sexo"), publicado em 1871, foi o primeiro a propor que o dimorfismo sexual poderia ser explicado pela seleção aplicada unicamente a um sexo.

O dimorfismo sexual pode surgir de três formas. Primeiro, as funções sexuais diferentes de machos e fêmeas levam a considerações diferentes na evolução de suas histórias de vida e relações ecológicas. Por exemplo, como as fêmeas produzem grandes gametas, sua fecundidade normalmente aumenta na relação direta do tamanho de seu corpo; isto pode explicar por que as fêmeas são maiores do que os machos em muitas espécies, tal como nas aranhas (Fig. 8.20). Uma diferença de tamanho é particularmente provável de sofrer evolução quando a fertilização é interna e a produção de grandes números de espermatozoides não é uma consideração importante para os machos.

Segundo, o dimorfismo sexual pode resultar em lutas entre os machos, que pode favorecer a evolução de armas elaboradas de combate, como as galhadas do alce e os chifres do cabrito (veja a Fig. 11.11). Os machos que vencem estas contendas têm mais chance de ter sucesso com as fêmeas. Quando um tamanho grande confere uma vantagem nestas disputas, os machos podem ser maiores que as fêmeas (veja a Fig. 8.17).

FIG. 8.20 As fêmeas de muitas espécies de aranhas são maiores que os machos. Estas aranhas macho e fêmea da aranha-de-seda-dourada (*Nephila clavipes*) foram fotografadas numa teia na Flórida. Fotografia de Millard H. Sharp.

Terceiro, o dimorfismo sexual pode surgir através do exercício direto da escolha do parceiro. Com poucas exceções, as fêmeas fazem essa escolha, e os machos tentam persuadi-las com magníficas apresentações de corte. Que as fêmeas escolhem e os machos competem entre si pela oportunidade de acasalar é uma consequência da assimetria do investimento reprodutivo que define as funções masculina e feminina. Como vimos anteriormente, os machos intensificam sua fecundidade em proporção direta ao número de acasalamentos que conseguem. A fecundidade das fêmeas está limitada pelo número de óvulos que podem produzir, mas elas buscam aprimorar o ajustamento de seus filhotes ao escolher se acasalar com machos que têm genótipos superiores.

A escolha da fêmea

A maioria dos machos experimentam a escolha da fêmea em algum nível. Uma das primeiras demonstrações na escolha da fêmea na natureza veio de um estudo experimental do comprimento da cauda dos machos da ave viúva-rabilonga (*Euplectes progne*). Esta espécie poligínica habita os campos abertos da África Central. As fêmeas, com cerca do tamanho de um pardal, são amarronzadas, de cauda curta e uma aparência de todo comum. Durante a estação de acasalamento, os machos são pretos, com uma mancha vermelha no ombro, e portam uma cauda de meio metro de comprimento que é notavelmente apresentada em

FIG. 8.21 A seleção sexual pode favorecer apresentações elaboradas de corte. A cauda do macho do viúva-rabilonga (*Euplectes progne*) é um *handicap* em voo, mas é atrativa para as fêmeas. Fotografia de Gregory G. Dimijian, M. D./Photo Researchers.

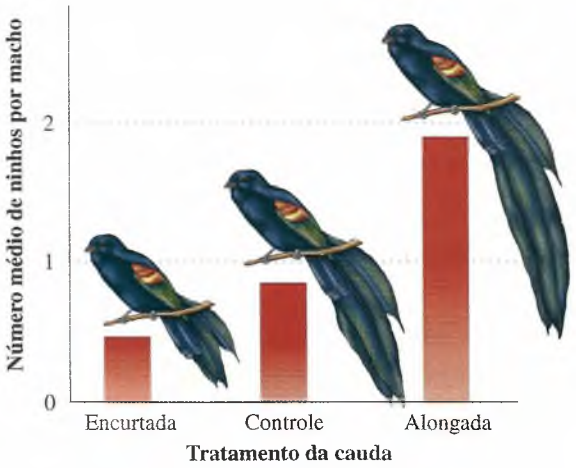


FIG. 8.22 Quanto mais longa a cauda, mais atraente o macho. O macho do viúva-rabilonga com caudas artificialmente alongadas atraiu mais fêmeas para se aninharem em seus territórios do que os machos controle ou os de caudas encurtadas. As penas da cauda dos machos controle foram cortadas e reanexadas para simular o tratamento experimental sem afetar o comprimento da cauda. Segundo M. Andersson, *Nature* 299:818–820 (1982).

voos de corte (Fig. 8.21). Os machos mais bem-sucedidos podem atrair até meia dúzia de fêmeas para fazerem ninhos em seus territórios, mas eles não devotam qualquer cuidado aos filhotes. A tremenda variação no sucesso reprodutivo dos machos nesta espécie proporciona as condições clássicas para seleção sexual.

Num simples e elegante experimento, os pesquisadores cortaram as penas da cauda de alguns machos para encurtá-las e colaram as penas cortadas nas penas das caudas de outros machos para alongá-las. O comprimento da cauda não tem efeito sobre a capacidade de um macho manter um território, mas os machos com caudas experimentalmente alongadas atraíram de forma significante mais fêmeas do que aqueles com caudas encurtadas ou inalteradas (Fig. 8.22). Este resultado fortemente sugere que as fêmeas escolhem os machos com base no comprimento da cauda. Muitos estudos subsequentes mostraram que as fêmeas escolhem seus parceiros com base em tais diferenças notáveis entre os machos.

MAIS NA REDE *A Origem da Escolha da Fêmea.* Muitas questões relativas à escolha da fêmea permanecem insolúveis: O que veio primeiro, a escolha da fêmea ou os atributos do macho que indicam ajustamento? Como são os vários ornamentos dos machos em relação ao seu ajustamento? Por que os machos de baixa qualidade não tentam enganar obtendo uma aparência de alta qualidade?

Seleção sexual desenfreada

Uma vez que a escolha da fêmea seja feita numa população, ela exagera as diferenças de ajustamento entre os machos e pode criar o que é conhecido como a **seleção sexual desenfreada**. A fêmea do viúva-rabilonga poderia ter intrinsecamente preferido machos com caudas mais longas; por outro lado, o comprimento da cauda poderia ter indicado ajustamento do macho, e as fêmeas poderiam portanto ter desenvolvido uma preferência por caudas longas. Em ambos os casos, a preferência de acasalamento das fêmeas daria aos machos de cauda longa uma vantagem de ajustamento. Se as fêmeas escolhem os machos por comparação entre eles em vez de compará-los com algum padrão idealizado de beleza, então suas preferências de acasalamento continuamente selecionam por mais elaborações e atributos masculinos. Em outras palavras, se caudas mais longas nos machos são o que as fêmeas preferem, então caudas mais longas serão desenvolvidas. A cauda do pavão, assim como outros ornamentos sexuais (aos olhos) e comportamentos notáveis livremente espalhados por todo o reino animal, proporcionam uma evidência convincente de que algum tipo de processo desenfreado deve estar em funcionamento. Este processo pode ser interrompido somente quando uma variação genética por elaboração adicional de um atributo for exaurida, ou os custos de produzir o atributo se tornarem iguais aos benefícios reprodutivos.

Se os atributos selecionados indicam — pelo menos inicialmente, antes que a seleção sexual desenfreada assuma o comando — atributos intrínsecos de qualidade do macho, somos então confrontados com um paradoxo. Presumivelmente, tais atributos notáveis, como a cauda do viúva-rabilonga, pesa nos machos ao fazê-los mais notáveis aos predadores e ao exigir mais energia e recursos para manter. Como então podem tais atributos indicar, se é que contribuem para, a qualidade do macho?

O princípio do *handicap*

Uma possibilidade intrigante, sugerida pelo biólogo israelense Amotz Zahavi, é que as características sexuais secundárias elaboradas dos machos agem como *handicaps*. O fato de o macho poder sobreviver carregando um *handicap* desse tipo indica a uma fêmea que ele tem um genótipo superior. Esta ideia é conhecida como o **Princípio do *Handicap***. Pode soar maluco, mas se você quiser demonstrar sua força para alguém, você poderia fazer isso carregando um grande peso por aí. Um indivíduo mais fraco não poderia fazê-lo, e assim não poderia fazer propaganda falsa de seus atributos. Analogamente, quanto maior o *handicap*

FIG. 8.23 Os parasitas de penas causam danos expressivos. (a) Um parasita, visto através de um microscópio eletrônico de varredura, sobre a pena de um hospedeiro. O parasita tem cerca de 1 mm de comprimento, apresentado numa vista dorsal. (b) Dano médio (*centro*) e forte (*direita*) às penas do entorno do abdome por parasita de pena. Uma pena normal é mostrada à esquerda. Cortesia de D. H. Clayton, de D. H. Clayton, *Am. Zool.* 30:251–262 (1990).

que o indivíduo carrega, maior sua capacidade de compensar o *handicap* com outras virtudes — e passar os genes daquelas virtudes para seus filhotes. Uma pequena ave canora europeia, o chasco-cinzento, leva a analogia da malhação ao pé da letra, e enche seu ninho até a borda com cerca de dois quilogramas de pequenas pedras carregadas de lugares distantes em seu bico.

Uma virtude que os machos poderiam possuir, e o que poderia ser demonstrado pela produção de uma plumagem vistosa, é a resistência aos parasitas e patógenos. William D. Hamilton e Marlene Zuk foram os primeiros a propor esta ideia em 1982. Eles sugeriram que somente indivíduos com fatores genéticos que os permitissem resistir a infecções de parasitas poderiam produzir ou manter uma plumagem brilhosa e vistosa. Assim, uma apresentação de corte bem mantida de plumagem elaborada pode proporcionar uma demonstração convincente do alto ajustamento do macho, mesmo quando a apresentação por si própria é um estorvo. A importância dos parasitas para esta teoria é que eles evoluem rapidamente e portanto continuamente aplicam seleção para fatores de resistência genética. Nós já discutimos raciocínios semelhantes para a manutenção evolutiva do sexo propriamente dito.

A hipótese de Hamilton–Zuk, junto com suas modificações subsequentes, se encaixa num título geral de **seleção sexual mediada por parasita**. Suas premissas gerais — que os parasitas reduzem o ajustamento do hospedeiro, que os parasitas alteram a aparência dos machos, que a resistência dos parasitas é herdada e que as fêmeas escolhem machos menos parasitados — são geralmente sustentadas por experimentos e observações de campo. Por exemplo, os piolhos de penas produzem um dano óbvio ao comer as partes mais macias e as bárbulas dos veios das penas (Fig. 8.23). Nos pombos, os machos altamente infestados tinham requisitos metabólicos mais altos em tempo frio, porque suas penas danificadas reduziam o isolamento de sua plumagem, e eles eram mais leves na sua massa corporal. As fêmeas de pombos preferiram machos limpos aos desleixados por uma razão de três para um.

Um conjunto particularmente elegante de estudos em faisões-de-pescoço-anelado, executado por Torbjorn von Schantz e seus colegas da Universidade de Lund na Suécia, mostraram que as fêmeas preferem os machos com longas esporas (uma projeção em forma de ponta da parte de trás da perna do faisão) e que as longas esporas estão associadas geneticamente aos genes do grande complexo de histocompatibilidade (MHC) que influenciam a susceptibilidade às doenças. Os machos com esporas mais longas tinham alelos MHC que estavam associados a durações de vida mais longas. Portanto, as fêmeas que escolhem se acasalar com machos de longas esporas devem tender a produzir filhotes com uma chance maior de sobreviverem e se reproduzirem quando adultos.

A seleção sexual permanece uma área ativa de pesquisa, e muito ainda temos que aprender. Os estudos das apresentações sexuais mostram bastante claramente, contudo, o poder da seleção natural em modificar estruturas e comportamentos, e as formas pelas quais estas mudanças podem ser direcionadas pela assimetria da função sexual em machos e fêmeas.

RESUMO

1. Na maioria das espécies multicelulares, a função reprodutiva é dividida entre dois sexos. A reprodução sexuada envolve a produção de gametas masculinos e femininos com números cromossômicos haploides. Os gametas haploides são formados por meiose, na qual o número de cromossomos é reduzido à metade e os conjuntos maternos e paternos de genes são misturados. Os gametas masculino e feminino se unem para formar os zigotos que darão início a uma nova geração.

2. Espécies com sexos separados incorrem no custo dobrado da meiose: as fêmeas sexuadas passam somente a metade das cópias de seus genes para sua progênie em relação aos indivíduos de reprodução assexuada. Este alto custo de ajustamento é contrabalanceado pela vantagem de produzir filhotes geneticamente variados, o que aumenta a probabilidade de que pelo menos alguns destes filhotes possam ser mais bem ajustados às condições variantes, e pela possibilidade de eliminar mutações deletérias.

3. Uma explicação alternativa para a manutenção do sexo é a hipótese da Rainha Vermelha, que estabelece que a produção de filhotes geneticamente variados reduz a evolução de virulências por parasitas e patógenos.

4. A maioria das plantas e alguns animais são hermafroditas, significando que eles têm ambas as funções sexuais masculina e feminina. A separação das funções sexuais entre os indivíduos ocorre raramente entre as plantas, mas é muito comum entre os animais. O hermafroditismo é favorecido quando um sexo pode

adicionar a função sexual do outro com pouco custo. Os sexos separados são favorecidos quando a função sexual impõe custos fixos grandes.

5. A razão sexual numa população equilibra as contribuições genéticas de machos e fêmeas para as futuras gerações. Em geral, o sexo mais raro é favorecido. A maioria das populações tem números iguais de machos e fêmeas.

6. Em algumas vespas parasitas, os machos competem com seus irmãos pelos acasalamentos, e as mães alteram a razão sexual de seus filhotes em favor das fêmeas. Nas vespas e outros himenópteros, o sexo dos filhotes é determinado pelo fato de um óvulo ser fertilizado ou não, e assim sob direto controle da mãe.

7. Os sistemas de acasalamento podem ser promíscuos (indivíduos se acasalam à vontade na população, sem laços duradouros), poligâmicos (um indivíduo, usualmente macho, tem mais do que uma parceira) ou monogâmicos (uma união de casal é formada entre um macho e uma fêmea).

8. A promiscuidade pode surgir quando os machos pouco contribuem, mais do que com seus genes, para a quantidade ou sobrevivência dos seus filhotes, isto é, a condição comum em todas as plantas e na maioria dos animais.

9. A monogamia normalmente ocorre em espécies nas quais os machos podem aumentar seu ajustamento cuidando de seus filhotes. Nas aves, a monogamia é mais frequente nas espécies nas quais os filhotes são alimentados por ambos os pais.

10. A poliginia surge quando os machos podem monopolizar os recursos ou as parceiras. De acordo com o modelo de limite de poliginia, esta ocorre quando algumas fêmeas podem ter um ajustamento maior acasalando-se com um macho já acasalado que detêm um território de alta qualidade do que se acasalando monogamicamente com um macho que detêm um território de baixa qualidade.

11. Quando os machos atraem ou competem por parceiras, as fêmeas podem escolher entre eles. A escolha da fêmea leva à seleção sexual de atributos do macho que indicam ajustamento. Por fim, a escolha da fêmea propriamente dita confere ajustamento nos machos com atributos favorecidos. Quando as fêmeas escolhem os machos comparando seus atributos, estes podem desenvolver atributos extremos através da seleção sexual desenfreada.

12. Estruturas sexualmente selecionadas podem funcionar como *handicaps* que somente os machos mais ajustados numa população podem sustentar sem esforço.

13. Como os parasitas podem evoluir rapidamente, e como podem afetar diretamente a aparência ou a sobrevivência dos machos com ornamentos ou apresentações elaboradas, as fêmeas que escolhem machos com base nestas apresentações podem estar escolhendo machos com fatores genéticos para resistência aos parasitas. Esta ideia é denominada de seleção sexual mediada por parasita.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. De que três formas podem os organismos apresentar a partenogênese, e como cada uma afeta a variação genética entre os descendentes resultantes?

2. Descreva os custos e os benefícios associados com a reprodução assexuada.

3. Como a hipótese da Rainha Vermelha nos ajuda a compreender os benefícios do ajustamento da reprodução sexuada?

4. Quando o incremento de ajustamento de uma função masculina aumentada resulta num custo maior no ajustamento através da função feminina, por que deveria uma população desenvolver sexos separados em vez de hermafroditas?

5. Quando uma população é composta de dois sexos, por que o sexo mais raro tem uma vantagem de ajustamento?

6. Como a competição local por acasalamento favorece a produção de razões sexuais distorcidas pelas fêmeas dos filhotes?

7. Compare e confronte a monogamia, a poliginia e a poliandria.

8. De acordo com o modelo de limite de poliginia dos sistemas de acasalamento, como a disponibilidade de recursos afeta a decisão de acasalamento de uma fêmea?

9. Por que deveriam as características sexuais secundárias exageradas em machos demonstrar um genótipo superior para as fêmeas?

LEITURAS SUGERIDAS

Almond, D., and L. Edlund. 2007. Trivers–Willard at birth and one year: Evidence from US natality data 1983–2001. *Proceedings of the Royal Society of London* B 274:2491–2496.

Andersson, M., and Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11:53–58.

Barrett, S. C. H., and L. D. Harder. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11:73–79.

Borgia, G. 1995. Why do bowerbirds build bowers? *American Scientist* 83:542–547.

Bruvo, R., et al. 2007. Synergism between mutational meltdown and Red Queen in parthenogenetic biotypes of the freshwater planarian *Schmidtea polychroa*. *Oikos* 116:313–323.

Busch, J. W., M. Neiman, and J. M. Koslow. 2004. Evidence for maintenance of sex by pathogens in plants. *Evolution* 58:2584–2590.

Cameron, E. Z., and W. L. Linklater. 2007. Extreme sex ratio variation in relation to change in condition around conception. *Biology Letters* 3:395–397.

Chapman, T. 2006. Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology* 16:R744–R754.

Chapman, T., A. Pomiankowski, and K. Fowler. 2005. Stalk-eyed flies. *Current Biology* 15:R533–R535.

Crews, D. 2003. Sex determination: Where environment and genetics meet. *Evolution and Development* 5:50–55.

Dybdahl, M. F., and C. M. Lively. 1998. Host–parasite coevolution: Evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* 52:1057–1066.

Ebert, D., and W. D. Hamilton. 1996. Sex against virulence: The coevolution of parasitic diseases. *Trends in Ecology and Evolution* 11:79–82.

Foerster, K., et al. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425:714–717.

Godfray, H. C. J., and J. H. Werren. 1996. Recent developments in sex ratio studies. *Trends in Ecology and Evolution* 11:59–63.

Hamilton, S. L., et al. 2007. Size-selective harvesting alters life histories of a temperate sex-changing fish. *Ecological Applications* 17:2268–2280.

Howard, R. S., and C. M. Lively. 1994. Parasitism, mutation accumulation and the maintenance of sex. *Nature* 367:554–557.

Klinkhamer, G. L., T. J. de Jong, and H. Metz. 1997. Sex and size in cosexual plants. *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):260–265.

Kruger, O., et al. 2005. Successful sons or superior daughters: Sex-ratio variation in springbok. *Proceedings of the Royal Society of London* B 272:375–381.

Lively, C. M. 1996. Host–parasite coevolution and sex. *BioScience* 46:107–114.

Lively, C. M., and J. Jokela. 1996. Clonal variation for local adaptation in a host–parasite interaction. *Proceedings of the Royal Society of London* B 263:891–897.

Majerus, M. E. N. 2003. *Sex wars: Genes, bacteria, and biased sex ratios.* Princeton, N.J.: Princeton University Press.

Manicacci, D., et al. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species. *International Journal of Plant Sciences* 159:948–957.

Mays, H. L., and G. E. Hill. 2004. Choosing mates: Good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* 19:554–559.

Munday, P. L., P. M. Buston, and R. R. Warner. 2006. Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 21:89–95.

Neff, B. D., and T. E. Pitcher. 2005. Genetic quality and sexual selection: An integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology* 14:19–38.

Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11:68–72.

Ross, K. G., and L. Keller. 1998. Genetic control of social organization in an ant. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:14232–14237.

Shine, R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles. *Trends in Ecology and Evolution* 14:186–189.

Soler, M., et al. 1996. The functional significance of sexual display: Stone carrying in the black wheatear. *Animal Behavior* 51:247–254.

Vollrath, F. 1998. Dwarf males. *Trends in Ecology and Evolution* 13(4):159–163.

von Schantz, T., et al. 1996. MHC genotype and male ornamentation: Genetic evidence for the Hamilton–Zuk model. *Proceedings of the Royal Society of London* B 263:265–271.

Werren, J. H. 1987. Labile sex ratios in wasps and bees. *BioScience* 37:498–506.

Wilkinson, G. S., D. C. Presgraves, and L. Crymes. 1998. Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature* 391:276–279.

CAPÍTULO 9

Família, Sociedade e Evolução

Os lagartos machos interagem uns com os outros através de diversos comportamentos sociais. Eles demonstram seu tamanho e coloração em apresentações que têm a intenção de intimidar um ao outro. Eles caçam e lutam uns com os outros quando estas apresentações falham em atingir o resultado desejado. Barry Sinervo, agora na Universidade da Califórnia em Santa Cruz, e Curt Lively, da Universidade de Indiana (a quem nós encontramos através de seu estudo de sexo e parasitismo em caracóis de água doce, descrito no Capítulo 8), analisaram a peculiar organização social de uma população de lagarto-pintado (*Uta stansburiana*) no norte da Califórnia. Os machos nesta população vêm em três variedades, ou *morfos* (Fig. 9.1). Suas diferenças em aparência e comportamento são determinadas geneticamente. Os lagartos laranja, ou morfos O, são grandes, agressivos, de vida curta e dominantes sobre os azuis (morfos B). Os lagartos B, menores que os O, são vigilantes e são dominantes sobre os lagartos amarelos (morfos Y), que imitam as fêmeas em tamanho, coloração e comportamento. Os lagartos Y usam sua semelhança com as fêmeas para penetrar em territórios de outros machos e se acasalar com as fêmeas de lá.

Embora todos os três morfos coexistam na mesma população, esta coexistência não é estável, e as frequências dos morfos variam ao longo do tempo. Considere como isso funciona. Quando os machos O são numerosos, o número de machos B é reduzido por agressão dos machos O, mas os Y podem se imiscuir nos territórios dos outros machos porque os machos O estão ocupados caçando os machos B, e não discernem os machos Y das fêmeas. Assim, quando O é o morfo mais comum, a frequência de machos Y aumenta entre a progênie produzida em cada geração. Contudo, quando o morfo Y se torna numeroso, os machos B vigilantes não são mais enganados por sua aparência feminina, e os botam para fora de seus territórios. Assim, os machos B aumentam quando os machos Y são comuns. Quando os machos B são numerosos, os machos O podem dominar os machos B, e a proporção de machos O aumenta. Estas relações de ajustamento poderiam soar como uma novela de fim de tarde, como você pode ver, e causam uma ciclagem nas frequências dos três morfos de machos na população (Fig. 9.2).

Essa história fica ainda mais complicada pela escolha de fêmea. Por exemplo, quando os machos O são mais comuns, as fêmeas deveriam se beneficiar produzindo uma proporção alta de machos Y entre seus filhotes, e portanto deveriam escolher machos Y como seus parcei-

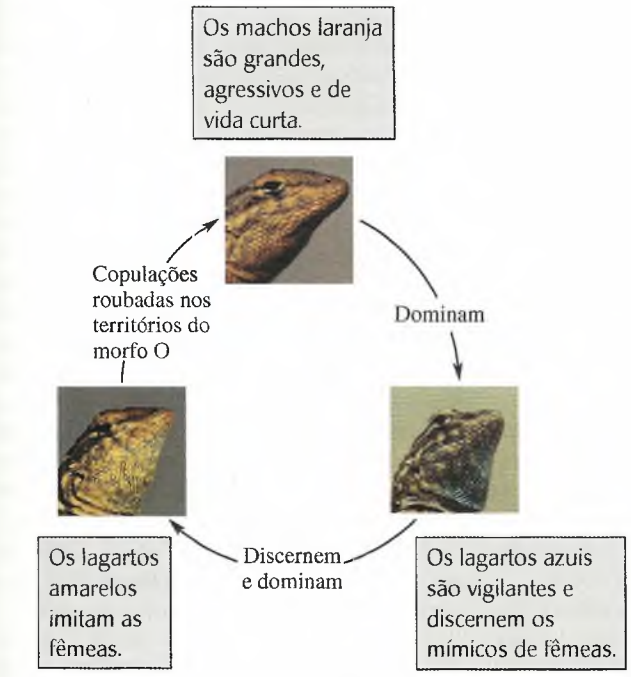


FIG. 9.1 O "lagarto-pintado" (*Uta stansburiana*) tem três morfos machos. Os três morfos diferem nos seus comportamentos assim como em suas colorações. Fotografias cortesia de Barry Sinervo.

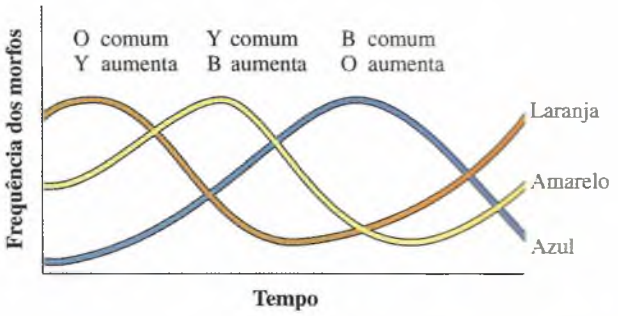


FIG. 9.2 O ajustamento de cada morfo varia com a sua frequência na população. Cada morfo macho do lagarto-pintado é sobrepujado por outro quando se torna comum, estabelecendo um ciclo contínuo na frequência dos morfos.

ros. Como a frequência dos machos Y aumenta quando os machos O são comuns, os machos Y têm o mais alto ajustamento sob esta condição, e são de fato preferidos pelas fêmeas.

Sinervo e Lively observaram que as relações de ajustamento entre os três morfos de machos se assemelham ao jogo de pedra–papel–tesoura que muitos de nós jogávamos quando éramos crianças. A pedra pode ser coberta pelo papel, que pode ser cortado pela tesoura, que pode ser quebrada pela pedra. Assim, o resultado de qualquer escolha depende se o oponente joga pedra, papel ou tesoura. Da mesma forma, o ajustamento de cada morfo macho do lagarto-pintado depende da frequência dos outros morfos na população — um exemplo de seleção dependente da frequência. O morfo mais comum está sempre sendo substituído por um morfo menos comum, levando a um ciclo de frequências.

Claramente, o ambiente social e familiar de um indivíduo, junto com a sua relação com os outros membros do sexo oposto, aplica uma seleção forte sobre o comportamento e, indiretamente, sobre as histórias de vida e as relações ecológicas.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A territorialidade e as hierarquias de dominância organizam as interações sociais nas populações
- Os indivíduos ganham vantagens e sofrem desvantagens da vida em grupo
- A seleção natural equilibra os custos e os benefícios dos comportamentos sociais
- A seleção de parentes favorece comportamentos altruístas em direção a indivíduos aparentados
- A cooperação entre indivíduos em famílias extensas implica a operação da seleção parental
- As análises da teoria dos jogos ilustram as dificuldades para cooperação entre indivíduos não aparentados
- Os pais e os filhotes podem entrar em conflito sobre os níveis de investimento parental
- As sociedades de insetos surgem do altruísmo de irmãos e da dominância parental

Durante o curso de sua vida, cada indivíduo interage com muitos outros da mesma espécie: parceiros, filhotes, outros parentes e membros não aparentados de seu grupo social. Cada interação requer que o indivíduo perceba o comportamento dos outros e tome as decisões adequadas. A maioria dos comportamentos tem um componente genético, o que significa que a seleção natural pode moldar comportamentos de respostas da população. As interações sociais são um tipo especial de compor-

tamento, porque envolvem membros da mesma população, e assim do mesmo *pool* genético, e porque normalmente envolvem indivíduos que são parentes e compartilham muitos dos mesmos genes. Isto resultou no desenvolvimento de comportamentos que conferem coesão à família e aos grupos sociais, e restringem as interações antagônicas nas populações.

Quando os indivíduos se comportam de uma maneira mais amigável e cooperativa em direção aos parentes próximos do que em relação aos não aparentados, pode ser porque os parentes compartilham genes herdados de um ancestral comum, e portanto têm um interesse evolutivo comum. Os parceiros, também, devem cooperar se pretendem criar filhotes com sucesso. Contudo, os comportamentos sociais enfatizam que todas as interações entre os membros da mesma espécie equilibram de forma delicada as tendências de conflito de cooperação e competição, altruísmo e egoísmo.

Embora tenhamos a tendência de pensar no comportamento social em formas mais familiares a nós, como claras demonstrações vocais e visuais, a maioria dos organismos tem algum tipo de vida social. Mesmo as bactérias e os protistas podem sentir a presença de outros de mesma espécie e reagir de formas "amigáveis" ou "agressivas" normalmente através de secreções químicas. Micetozoários de vida livre (*slime molds*) respondem aos outros durante parte de seu ciclo de vida quando se agregam para formar grandes corpos integrados. Mesmo as plantas se comunicam umas com as outras por meio de compostos químicos para sinalizar danos por herbívoros. As interações sociais permeiam a natureza e formam uma parte importante do ambiente ao qual as populações se adaptam.

Os humanos são os mais sociais de todos os animais. Nossas sociedades são sustentadas por regras de especialização entre os membros da sociedade, a interdependência prevalecendo sobre a especialização, e a cooperação que a interdependência demanda. No entanto, os humanos são também competitivos, podendo chegar até o ponto da violência, dentro dessa estrutura de suporte mútuo. Nossa vida social equilibra tendências contrastantes em direção à ajuda mútua e ao conflito. Algumas populações de animais apresentam muito da complexidade das sociedades humanas. Os insetos sociais — formigas, abelhas, vespas e térmitas — são notáveis por sua divisão de trabalho e coordenação comportamental entre os indivíduos numa colônia ou ninho. Sutilezas semelhantes de interação social, incluindo a especialização de papéis e comportamento altruísta, estão sendo descobertas progressivamente em outros animais, especialmente mamíferos e aves.

O **comportamento social** inclui todos os tipos de interações entre indivíduos da mesma espécie, da cooperação ao antagonismo. Neste capítulo, exploraremos algumas das consequências para os indivíduos advindas das interações nos grupos sociais e familiares, e descreveremos várias formas pelas quais as relações sociais são administradas pelos comportamentos relativos dos indivíduos entre si na população.

A territorialidade e as hierarquias de dominância organizam as interações sociais nas populações

Qualquer área defendida por um ou mais indivíduos contra a invasão de outros pode ser vista como um **território**. Os territórios podem ser transitórios ou quase permanentes, dependendo da estabilidade dos recursos que contêm e das necessidades do indivíduo por aqueles recursos. Como os territórios requerem uma defesa ativa, a maioria dos animais territoriais é altamente móvel (Fig. 9.3). Muitas espécies migratórias estabelecem territórios tanto nas suas áreas de reprodução quanto nas suas áreas de inverno; as aves costeiras, por exemplo, defendem áreas de alimentação por algumas horas ou dias, e pontos de parada ao longo de suas extensas migrações. Os beija-flores e outros nectívoros defendem determinados arbustos de flores e os abandonam quando eles cessam de produzir flores. Os combatentes e os tetrazes machos defendem uns poucos metros quadrados de espaço numa área comum de apresentação, nas quais eles atraem as fêmeas para se acasalar. Enquanto um recurso se mantiver defensável e recompensar os custos de sua defesa, os animais provavelmente manterão territórios exclusivos.

Em algumas situações, a territorialidade é impraticável por causa das pressões da alta densidade populacional, a efemeridade de recursos críticos, ou os benefícios ganhos da convivência em grupo. Nestas circunstâncias, quando os conflitos ocorrem, a classificação social, mais do que o espaço, pode ser o prêmio do vencedor. Uma vez que os indivíduos se ordenam eles próprios numa **hierarquia de dominância**, as contendas subsequentes entre eles são resolvidas rapidamente em favor dos indivíduos da classe mais alta. Quando uma hierarquia de dominância está linearmente ordenada entre os indivíduos num grupo, os membros da primeira classe dominam todos os outros, e os da segunda classe dominam todos os outros menos os da primeira, e assim por diante para baixo na linha de classificação até o último, que não domina ninguém.

A ocupação do espaço e a classe social são lados opostos da mesma moeda, e elas normalmente estão diretamente relacionadas. A posição de um indivíduo numa hierarquia de dominância é às vezes refletida por sua posição espacial no grupo social. Em grandes bandos de forrageamento de pombos-europeus, por exemplo, os indivíduos da classe mais baixa tendem a ficar na periferia, onde são mais vulneráveis aos predadores do que os de alta classe no centro do bando. Estas aves periféricas parecem nervosas, devido a gastarem muito de seu tempo vigiando sua alimentação, e elas normalmente são subnutridas. As aves no centro do bando permanecem mais calmas e se alimentam melhor, porque estão protegidas de ataques de surpresa pela vigilância das aves da periferia.

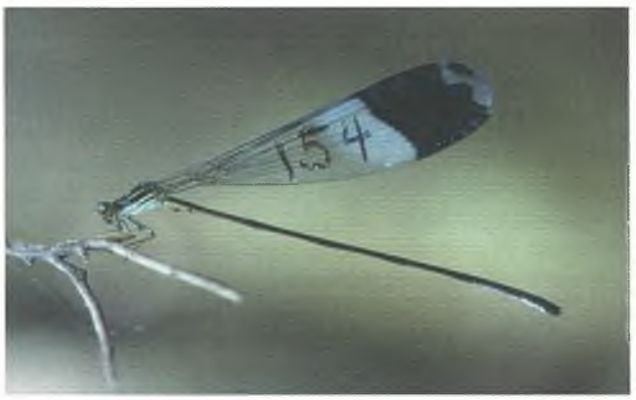


FIG. 9.3 A territorialidade é frequentemente mais notável nos animais altamente móveis. Os pesquisadores marcam as libélulas macho com números pintados para seguir seus movimentos e suas interações comportamentais. Fotografia de Ola Fincke.

Se um indivíduo vive num sistema de território ou num sistema de grupo, sua classificação social é determinada por sua capacidade em vencer contendas. Os resultados destas contendas são muito importantes para o indivíduo, porque determinam a qualidade e a extensão do espaço que ele pode defender, o que por sua vez determina seu acesso aos alimentos e parceiros. Cada disputa entre dois indivíduos pode ser resolvida somente através de decisões comportamentais feitas por cada um dos participantes. Uma aranha se confrontando com outra sobre um lugar particularmente bom para construir uma teia avalia a situação e decide se ela retrocede ou parte para a luta. Às vezes o resultado projetado de uma luta física é óbvio, e o indivíduo mais fraco desiste. Quando o resultado é mais difícil de julgar previamente, as duas aranhas podem se engajar numa série de apresentações elaboradas que as ajudam a ponderar suas próprias habilidades, cada uma esperando (embora não conscientemente, tanto quanto eu saiba) que a outra fique impressionada e recue. Se a disputa parecer inevitável e o resultado incerto, o confronto pode então escalar para uma luta verdadeira, com risco de sérios danos ou a morte para um ou ambos os participantes.

O comportamento ótimo numa disputa depende da avaliação de cada um dos adversários sobre a probabilidade do resultado e os benefícios de vencer ou perder. O que realmente acontece — isto é, como a disputa se desenvolve — também depende das decisões tomadas por cada adversário. Cada indivíduo deve se comportar de forma a trazer para si um maior benefício, mas o resultado da disputa também depende do comportamento do outro participante, sobre o qual o primeiro indivíduo tem pouco controle. Os humanos são confrontados com tais decisões comportamentais o tempo todo, não apenas em comportamentos sociais, mas também nos negócios, na guerra e em outros empreendimentos competitivos e cooperativos. Os comportamentos ótimos nestas situações são o objeto da **teoria dos jogos**, um método de analisar os resultados de decisões comportamentais quando aqueles resultados dependem do comportamento dos outros jogadores.

As análises de teoria dos jogos são baseadas em recompensas, ou consequências de ajustamento, dos comportamentos. Considere a decisão da aranha sobre partir para uma luta ou não. Se o outro adversário recuar, a recompensa para a primeira aranha — o território contestado — é grande, e o custo é pequeno. Se o outro pagar para ver, então a recompensa depende da chance de vencer a contenda, e o custo de "vencer ou perder" é muito maior. Mesmo sem fazer uma análise quantitativa, você pode ver que o comportamento de um indivíduo deve depender da sua melhor estimativa da resposta do outro antagonista e da recompensa pela vitória. Quando a primeira aranha é muito maior que a segunda, é provável que a segunda recuará e evitará qualquer confronto, e assim escalar tem pouco risco de um conflito danoso — uma vitória fácil, assim por dizer. Quando as duas são semelhantes, tanto a resposta da segunda aranha quanto o resultado do conflito são mais difíceis de prever, e a probabilidade de se machucar é mais alta. Sob tais circunstâncias, escalar e aceitar o desafio têm mais probabilidade de ocorrer somente se a recompensa potencial pela vitória for grande. Não é surpresa, então, que as aranhas são vistas entrar em luta somente pelos melhores lugares de teia, e somente quando as duas têm tamanho semelhante.

MAIS NA REDE *O Comportamento Antagonista Ritualizado Reduz a Incidência de Luta.* Certas aparências ou comportamentos sinalizam um alto *status* social e desencorajam a agressão por indivíduos subordinados.

Os indivíduos ganham vantagens e sofrem desvantagens da vida em grupo

Os animais se unem por diversas razões. Às vezes são atraídos independentemente para o mesmo *habitat* ou recurso e formam agregados, tais como os carniceiros em torno de uma carcaça ou as moscas sobre as fezes da vaca. Nestes grupos, os indivíduos podem interagir, normalmente competindo por espaço, recursos ou acasalamentos. Às vezes os filhotes permanecem com seus pais para formar grupos familiares, e a agregação resulta de sua falha em se dispersar. Grupos sociais verdadeiros, contudo, surgem através da atração de indivíduos não aparentados uns com outros — isto é, através de uma união que tem propósito.

Os animais formam grupos para aumentar sua chance de sobrevivência, sua taxa de alimentação ou seu sucesso em encontrar acasalamentos. Quando eles estão em grupos, os indivíduos tendem a gastar mais tempo se alimentando e menos tempo vigiando seus predadores. Considere os dados apresentados na Fig. 9.4 para o pintassilgo-comum, que se alimenta das sementes da parte de cima de plantas em campos abertos e cercas-vivas. Dois fatores controlam o tamanho ótimo do bando nestas aves. À medida que o tamanho do bando aumenta, cada indivíduo gasta menos tempo vigiando os predadores. Se você observar de perto a ave se alimentando, notará que ela levanta sua cabeça e olha em volta de tempos em tempos. Num bando maior, um determinado pintassilgo pode gastar menos tempo vigiando o entorno e mais tempo cuidando do negócio de se alimentar, e pode coletar mais sementes mais rapidamente, porque a vigilância total do bando é mais alta. Contrabalançando esta vantagem de tempo de vigilância reduzido, um bando depleciona um local de alimentação mais rápido, e assim os indivíduos são forçados a voar em busca de plantas adequadas, usando um tempo de alimentação e energia valiosos, e talvez aumentando sua vulnerabilidade aos predadores. Assim, juntar-se a um bando é uma boa escolha para um indivíduo enquanto o bando não for grande demais.

MAIS NA REDE *Os Grupos Sociais como Centros de Informação.* Vigiar seus vizinhos pode proporcionar uma informação valiosa sobre os recursos alimentares e a qualidade do *habitat.*

A seleção natural equilibra os custos e os benefícios dos comportamentos sociais

A maioria das interações sociais pode ser dissecada numa série de atos comportamentais por um indivíduo, o **doador** do comportamento, dirigido ao outro, o **receptor** do comportamento. Um indivíduo fornece alimento, o outro o recebe; um ameaça, o outro é ameaçado. Quando um indivíduo ataca outro, o atacante pode ser pensado como o doador de um comportamento. O indivíduo atacado (o receptor, neste caso) pode responder mantendo sua posição ou ir embora; em qualquer caso, ele se torna o doador de um comportamento subsequente. A distinção doador–receptor é útil porque cada ato tem um potencial de afetar o ajustamento de ambos, doador e receptor. Estes incrementos de ajustamento podem ser positivos ou negativos, dependendo da interação.

Quatro combinações de custo e benefício para doador e receptor podem ser usadas para organizar os comportamentos sociais em quatro categorias (Fig. 9.5). A **cooperação** e o **egoísmo** beneficiam o doador, e portanto devem ser favorecidos pela seleção natural. A **malignidade** — comportamento que reduz o

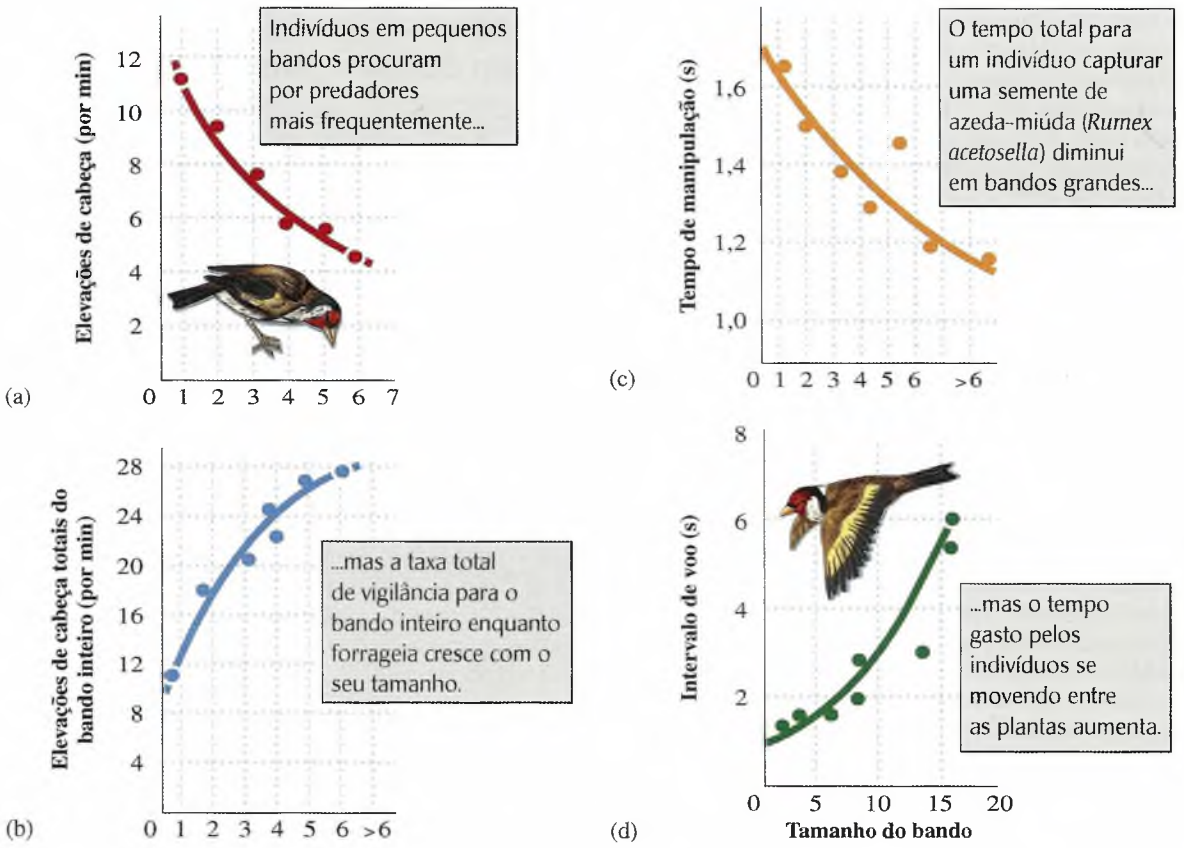


FIG. 9.4 Viver em grupo tem vantagens e desvantagens. Estes quatro gráficos mostram como o tamanho do bando no pintassilgo-comum (*Carduelis carduelis*) afeta (a) as taxas médias de indivíduos vigiando enquanto forrageando; (b) a taxa de vigilância total para o bando todo; (c) o tempo exigido para coletar cada semente de azeda-miúda (*Rumex acetosella*); e (d) o tempo gasto pelos indivíduos se movendo de uma planta para outra. Segundo E. Gluck, *Ethology* 74:65–79 (1987).

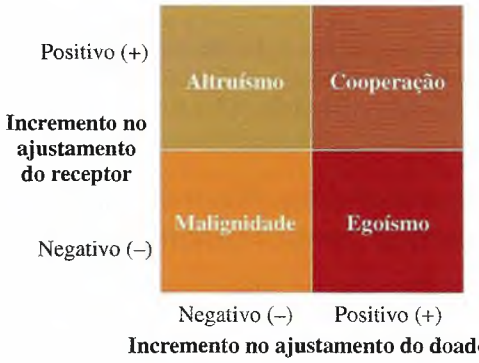


FIG. 9.5 As interações sociais podem ser organizadas em quatro categorias. Os comportamentos podem ser classificados de acordo com seus efeitos sobre o ajustamento dos doadores e receptores.

ajustamento do doador e do receptor — não pode ser favorecida pela seleção natural em qualquer circunstância, e presumivelmente não ocorre em populações naturais (mesmo que tenhamos uma palavra para este tipo de comportamento em populações humanas). O quarto tipo de comportamento, o **altruísmo**, beneficia o receptor à custa do doador.

O altruísmo apresenta um problema difícil para teoria evolutiva porque requer o desenvolvimento de comportamentos que reduzem o ajustamento dos indivíduos que os executam. Nós esperaríamos que o egoísmo prevalecesse à custa da exclusão do altruísmo, porque aquele aumenta o ajustamento do doador. Contudo, o altruísmo parece ter surgido em colônias de insetos sociais, nas quais os trabalhadores desistem da reprodução pessoal (são estéreis na maioria das espécies!) para criar os filhotes da rainha, sua mãe. Embora você pudesse rejeitar a comparação com as formigas, nós humanos também gostamos de pensar que somos não apenas capazes de comportamentos altruístas, mas que tais interações permeiam o tecido de nossa sociedade. Mas como tais comportamentos podem sequer ter evoluído?

A seleção de parentes favorece comportamentos altruístas em direção a indivíduos aparentados

O problema evolutivo colocado pelo altruísmo aparente dos insetos sociais é resolvido quando se reconhece que suas colônias são unidades familiares discretas, contendo a maioria dos filhotes de uma única fêmea (a rainha). Portanto, as interações sociais numa colônia de formigas ou numa colmeia ocorre entre parentes próximos — neste caso, entre irmãos. Quando um indivíduo dirige um comportamento em direção a um irmão ou outro parente próximo, seu comportamento influencia o ajustamento de um indivíduo com o qual compartilha mais genes do que o faria com um indivíduo retirado ao acaso na população. Este resulta-

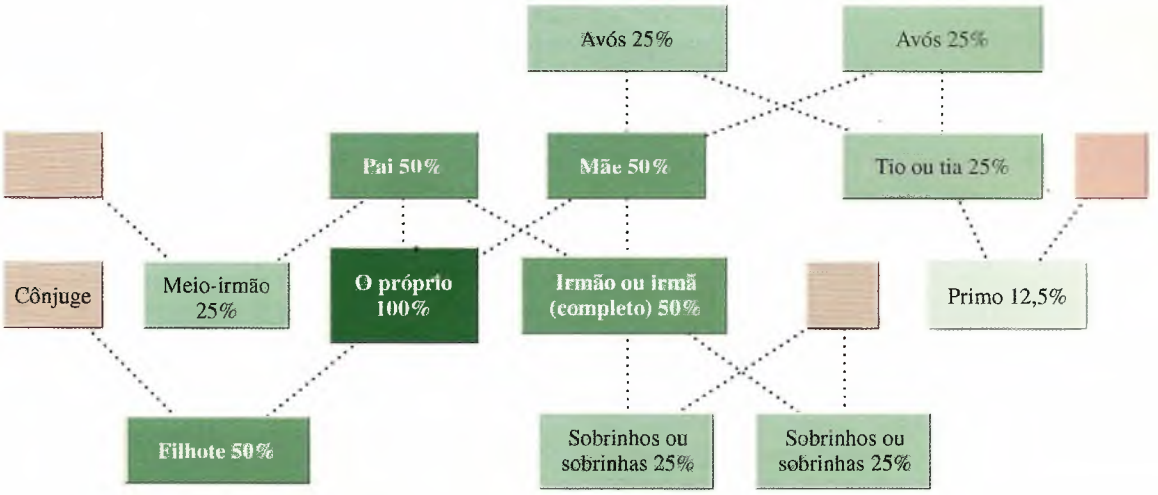


FIG. 9.6 A seleção de parente é baseada nos graus de relação genética entre eles. A identidade por descendência, ou coeficiente de relacionamento, é a probabilidade de ocorrência num parente de uma cópia de um gene seu próprio.

do especial de comportamento social entre parentes próximos é denominado de **seleção de parente**.

Parentes próximos têm uma certa probabilidade de herdar cópias do mesmo gene de um ancestral específico. A probabilidade de dois indivíduos compartilharem cópias de qualquer gene específico é a probabilidade de **identidade por descendência**, o valor da qual varia com o grau de relação genealógica entre os indivíduos (Fig. 9.6). Por exemplo, dois irmãos têm uma probabilidade de 50% de herdar cópias do mesmo gene de um parente. Esta probabilidade é também chamada de **coeficiente de relacionamento**. Dois primos, por exemplo, têm uma probabilidade de um em oito (12,5%) de herdar cópias do mesmo gene de um de seus avós, que são seus ancestrais compartilhados mais próximos.

Quando um indivíduo se comporta de uma determinada forma em relação a um parente próximo, este ato influencia não apenas o seu próprio ajustamento, mas também o ajustamento de um indivíduo que compartilha uma fração de seus genes. Suponha que um ato altruístico seja dirigido a um irmão. A probabilidade de que o receptor do comportamento (o irmão) tenha uma cópia de qualquer um dos genes específicos do doador é de 50%. Portanto, se uma tendência em executar um determinado comportamento é herdada, o ajustamento de um gene que influencia aquele comportamento será determinado tanto por sua influência sobre o ajustamento do doador quanto por sua influência sobre o ajustamento do receptor, ponderado pelo seu coeficiente de relacionamento.

Os biólogos se referem ao ajustamento total de um gene responsável por um determinado comportamento como seu **ajustamento inclusivo**. O ajustamento inclusivo é a contribuição do gene para o ajustamento do doador resultando de seu próprio comportamento, mais a mudança do ajustamento do receptor descontada pelo seu coeficiente de relacionamento com o doador (isto é, a probabilidade de que o receptor carregue uma cópia do mesmo gene) (Fig. 9.7). Portanto, o ajustamento inclusivo de um gene para um comportamento altruísta excederia aquele de sua alternativa egoísta enquanto o custo do altruísmo for menor do que o benefício para o receptor multiplicado pelo relacionamento genético médio do receptor com o doador.

Algebricamente, um gene promovendo comportamento altruísta terá um ajustamento inclusivo positivo, e aumentará na população, quando o custo (C) de um único ato altruísta for menor do que o benefício (B) ao receptor vezes o seu coeficiente de relacionamento (r), isto é, quando $C < Br$. Esta equação pode ser rearranjada para mostrar que a condição para a evolução do altruísmo é $C/B < r$; isto é, a razão custo–benefício, que é a medida de quão altruísta é o comportamento, e ela deve ser menor que o coeficiente médio de relacionamento entre o doador e o receptor.

Enquanto a seleção de parente torna possível a evolução de altruísmo entre parentes próximos, ela também restringe a evolução de comportamento egoísta em direção aos parentes. Para

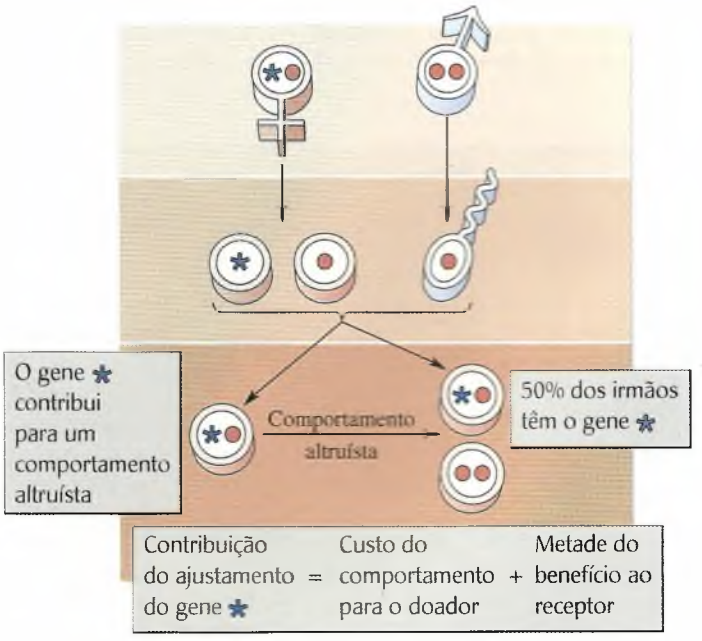


FIG. 9.7 Os comportamentos sociais dirigidos aos parentes têm consequências para o ajustamento inclusivo. O ajustamento inclusivo de um gene que controla o comportamento altruísta com os parentes é o custo do comportamento ao doador mais o benefício ao receptor multiplicado pelo seu coeficiente de relacionamento.

um comportamento egoísta, B representa o benefício do doador e C o custo do receptor. Analogamente, o comportamento egoísta entre parentes próximos pode se desenvolver somente quando $B > Cr$, ou $C/B < 1/r$. A razão custo–benefício (C/B) é, neste caso, uma medida do egoísmo do comportamento. Um coeficiente mais alto de relacionamento (r) entre o doador e o receptor reduz o nível de egoísmo que pode se desenvolver (Fig. 9.8).

A manutenção de comportamento altruísta pela seleção de parente exige que tais comportamentos tenham um baixo custo para o doador e sejam restritos aos parentes próximos. Os indivíduos de muitas espécies tendem a se associar em grupos familiares, e uma dispersão limitada frequentemente mantém os parentes próximos juntos. Mais ainda, os indivíduos de muitas espécies podem sentir seu grau de relacionamento com outros por sinais químicos ou comportamentais, mesmo quando eles não tenham tido experiência familiar. Assim, a oportunidade para o comportamento altruísta se desenvolver pela seleção de parente é real, e tal comportamento é talvez inevitável em muitos animais sociais.

O estudo de perus selvagens da Califórnia mostrou como o comportamento altruísta pode ser mantido através da seleção de parente. O investigador Alan Krakauer executou o estudo enquanto estudante de doutorado na Universidade da Califórnia em Berkeley. Os perus machos, como os combatentes (*Philomachus pugnax*) e os tetrazes citados anteriormente neste capítulo, se apresentam em arenas para atrair as fêmeas (Fig. 9.9). Uma **arena** é um encontro de machos numa área tradicional para executar apresentações de corte. No caso dos perus selvagens, dois ou mais machos podem formar uma associação estreita numa arena e se apresentarem juntos. Normalmente, somente um dos machos no par copula com as fêmeas que o par atrai, embora ambos os machos se apresentem. Usando dados genéticos, Krakauer determinou que os machos associados em tais "coalizões" eram parentes mais próximos do que dois machos retirados ao acaso da população seriam. De fato, seu coeficiente médio de relacionamento ($r = 0{,}42$) era consistente com as coalizões, sendo um misto entre irmãos puros e meio irmãos.

Krakauer então determinou o número médio de filhotes gerados por machos de coalizões dominantes (6,1) comparado com o número médio gerado por machos sozinhos (0,9). O macho da coalizão subordinado (aquele que não se acasala) não produz filhote nenhum, mas aumenta seu ajustamento inclusivo como doador de um comportamento altruísta para o macho dominante. Deste ponto de vista, o ajustamento inclusivo de se juntar numa coalizão é calculado como o benefício do receptor vezes o grau de seu relacionamento menos o custo. O benefício

FIG. 9.9 Perus machos selvagens se unem para apresentações de corte. Somente o macho dominante numa coalizão de perus selvagens (*Meleagris gallopavo*) se acasala com as fêmeas que a dupla conquista, mas o macho subordinado ganha ajustamento inclusivo. Fotografia de Rolf Nussbaumer.

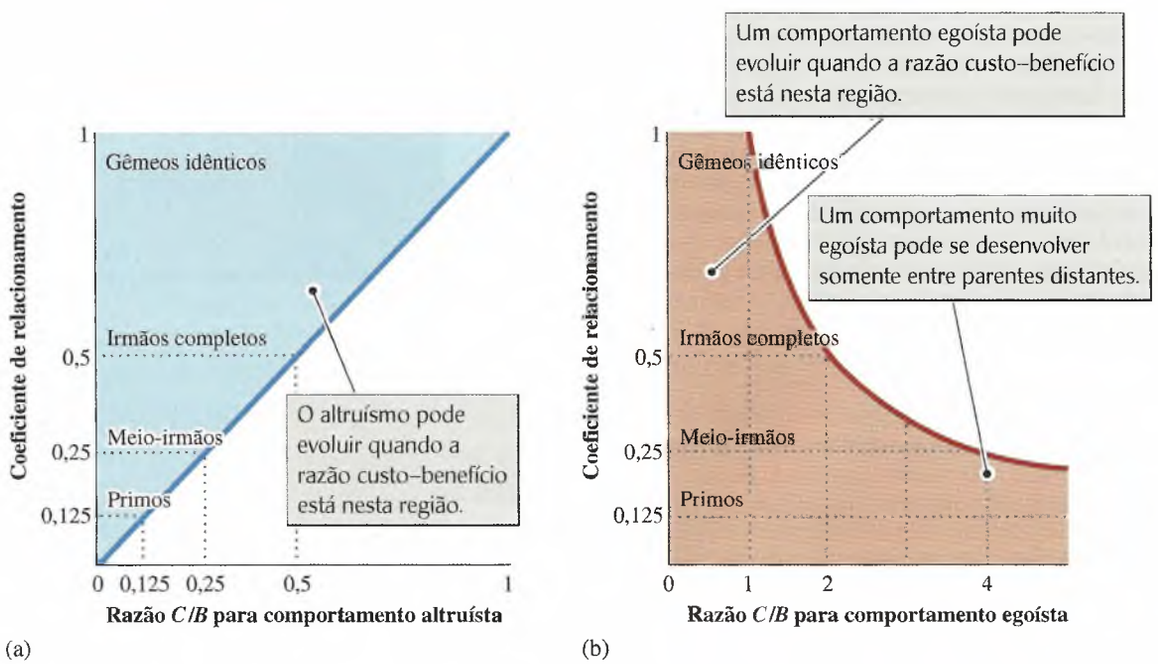


FIG. 9.8 O ajustamento inclusivo restringe a evolução dos comportamentos sociais entre parentes próximos. (a) O nível de altruísmo que pode evoluir em resposta à seleção de parente aumenta com o grau de relação genética entre os indivíduos interagindo. (b) O nível de egoísmo que pode evoluir é restringido à medida que o grau de relação genética aumenta.

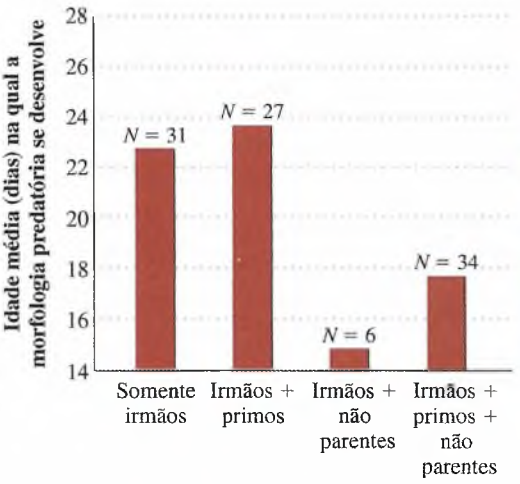


FIG. 9.10 Parentesco próximo retarda o desenvolvimento de morfologia predatória nas larvas da salamandra-tigre. As larvas da salamandra criadas somente com irmãos ou irmãos e primos retardam a aquisição de uma morfologia predatória (e potencialmente canibalesca) por uma semana, comparadas com as larvas criadas com salamandras não aparentadas. De D. W. Pfennig e J. P. Collins, *Nature* 362:836–838 (1993); fotografia cortesia de David W. Pfennig.

é o número de filhotes produzidos pelo macho dominante ($B = 6{,}1$). O custo para o macho subordinado é o número de filhotes que ele poderia ter produzido por conta própria ($C = 0{,}9$). Assim, o ajustamento inclusivo neste exemplo é igual a $rB - C$, ou $0{,}42 \times 6{,}1 - 0{,}9 = 1{,}66$ — um valor fortemente positivo, para o qual o critério de $C/B < r$ ($0{,}9/6{,}1 < 0{,}42$) é satisfeito.

Assim como a promoção de comportamento altruísta, a seleção de parente também limita o comportamento egoísta entre parentes próximos. David Pfennig, da Universidade da Carolina do Norte, demonstrou este princípio para a salamandra-tigre *Ambystoma tigrinum*. Quando criada em altas densidades, as larvas destas salamandras podem desenvolver uma morfologia predatória, que inclui uma boca aumentada e um impressionante conjunto de dentes (Fig. 9.10). Estes morfos predatórios frequentemente canibalizam larvas de salamandra-tigre menores — um comportamento em sua maioria egoísta. Pfennig mostrou que, quando estas larvas de salamandras são criadas com parentes próximos — sejam irmãos ou primos de primeiro grau — o desenvolvimento da morfologia predatória é retardado. Este retardo reduz o nível de canibalismo consideravelmente.

MAIS NA REDE

Chamadas de Alerta como Comportamentos Altruístas. As marmotas de Belding dão chamadas de alarme de predadores mais frequentemente na presença de parentes próximos.

ECÓLOGOS EM CAMPO

São os atos cooperativos sempre atos de altruísmo? Nem todos os comportamentos que beneficiam um grupo social são altruístas. Nos suricatas (*Suricata suricatta*), animais de vida grupal do sul da África (Fig. 9.11), os indivíduos assumem posições em estruturas elevadas, tais como ninhos de térmitas ou árvores caídas, e montam guarda enquanto o restante do grupo forrageia. Timothy Clutton-Brock, da Universidade de Cambridge, e seus colegas gastaram milhares de horas observando os suricatas no Parque Kalahari Gemsbok, África do Sul. Uma questão que eles responderam é se esse comportamento vigilante é altruísta. Isto é, um guarda individual sofre um decréscimo no seu ajuste pes-

FIG. 9.11 Os suricatas ficam de guarda enquanto outros forrageiam. Alertados pelo seu senso de perigo, todos nesse grupo no Parque Kalahari Gemsbok, África do Sul, assumiram uma posição de guarda. Tipicamente, alguns indivíduos montam guarda e avisam os membros que forrageiam de inimigos se aproximando. Fotografia de J & B Photographers/ Animals Animals.

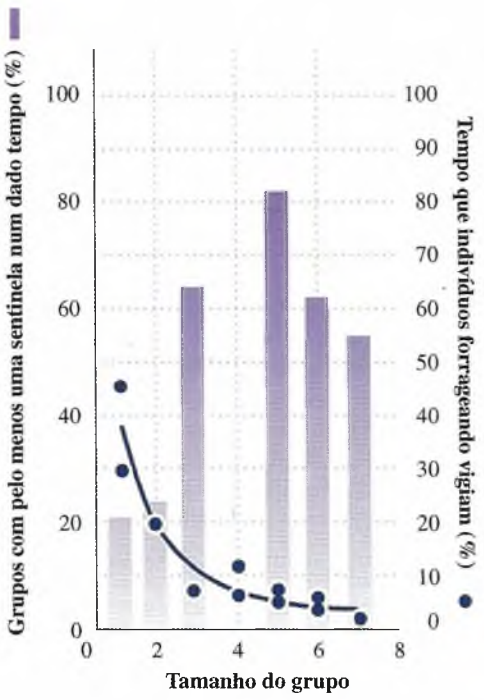


FIG. 9.12 Os grupos maiores de suricatas têm mais probabilidade de serem protegidos por sentinelas. Os indivíduos que forrageiam em grupos maiores passam mais tempo forrageando e menos tempo em vigília; portanto, satisfazem suas necessidades alimentares em menos tempo, e ficam disponíveis para montar guarda. De T. Clutton-Brock et al., *Science* 284:1640–1644 (1999).

soal para aumentar o ajustamento dos outros membros do seu grupo?

Nesta situação, a resposta parece ser não. Um indivíduo assume uma posição de guarda somente após ter enchido a barriga (tipicamente cavando atrás de pequenos invertebrados no solo). Assim, a guarda não substitui o forrageamento. Além do mais, um indivíduo guardião está livre para observar de um local seguro próximo a uma cova. Os guardas são normalmente os primeiros a ver os predadores se aproximando e, após emitir chamadas de alerta, são os primeiros a atingir o subsolo de forma segura. Assim, o custo da guarda é provavelmente baixo. Quanto maior o número de suricatas, mais provável que ele esteja sendo vigiado em qualquer dado momento (Fig. 9.12). Num grupo maior, mais indivíduos estão potencialmente disponíveis para vigiar, e os indivíduos forrageando enchem seus estômagos mais rapidamente porque gastam menos tempo na atividade de vigilância.

Um experimento de campo simples demonstrou a importância de satisfazer os requisitos de alimento para o comportamento de vigilante nos suricatas. Dez indivíduos foram cada um alimentados com 25 gramas de ovos cozidos, e seu comportamento de guarda foi comparado com o dos dias anteriores, quando eles não tinham ainda recebido nenhum suplemento alimentar. Quando alimentados, estes indivíduos montavam guarda mais frequentemente por períodos mais longos, e tinham mais probabilidade de montar guarda antes do forrageamento pela manhã. Que os suricatas não se incomodam em vigiar de todo pode refletir o fato de que seus grupos são extensas famílias com uma única fêmea reprodutora dominante. Portanto, a maioria dos indivíduos do grupo são parentes próximos. A despeito dos benefícios de vigiar seus parentes, o custo do doador evidentemente é pequeno.

A cooperação entre indivíduos em famílias extensas implica a operação da seleção parental

Famílias humanas extensas incluem um núcleo familiar (um casal e sua progênie jovem) assim como, em certa extensão, os avós, tios e tias, primos, sobrinhos e sobrinhas, e às vezes indivíduos de parentesco incerto com o resto. Estas famílias são unidades sociais complexas com uma tremenda variedade de interações sociais, a maioria delas cooperativa, mas muitas competitivas o bastante para expressar as ligações que mantêm uma família unida. Raramente famílias humanas extensas incluem mais do que um par reprodutor, e pelo menos uma parte do comportamento dos membros não nucleares da família é dirigida para sustentar o bem-estar e a criação dos pequenos.

Estudos do abelharuco-de-testa-branca (*Merops bullockoides*) do leste da África por Stephen Emlen, Peter Wrege e Natalia Demong, da Universidade de Cornell, revelaram também famílias extensas e complexas nesta espécie (Fig. 9.13). Estas famílias são tipicamente grupos multigeracionais de 3 a 17

FIG. 9.13 O abelharuco-de-testa-branca (*Merops bullockoides*) vive em extensos grupos familiares. Cortesia de Natalia Demong.

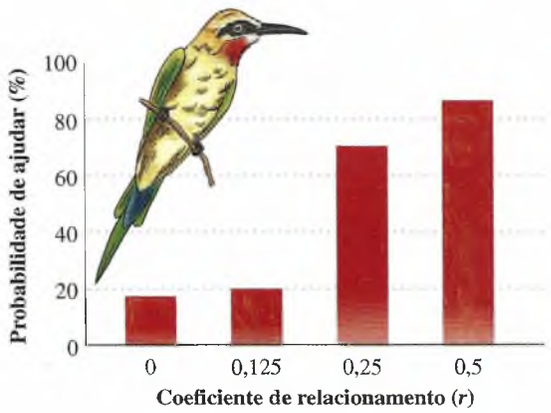


FIG. 9.14 A frequência de comportamento altruísta varia com o grau de parentesco. Abelharucos-de-testa-branca engajaram-se em mais comportamentos de ajuda em relação a parentes próximos do que em relação a mais distantes. De S. T. Emlen, P. H. Wrege e N. J. Demong, *Am. Sci.* 83:148–157 (1995).

indivíduos, normalmente incluindo dois ou três casais acasalados mais um conjunto de aves solteiras — jovens solteiros e indivíduos mais velhos viúvos. Observações cuidadosas de aves individualmente marcadas ao longo de vários anos mostraram que os grupos sociais são verdadeiras famílias estendidas, formadas de parentes e seus parceiros, que normalmente vêm de outras famílias. Embora as relações dentro das famílias tendam a ser cooperativas, grupos familiares de abelharucos dificilmente são modelos de comportamento harmonioso; veem-se as usuais discussões sobre comida, ninhos e parceiros. Marcantemente, contudo, o egoísmo e os atos egoístas parecem ser dirigidos a outros indivíduos muito mais de acordo com o grau de relacionamento: irmãos e irmãs ($r = 0{,}50$) são tratados melhor do que meio-irmãos e tios ($r = 0{,}25$), por exemplo, e primos distantes ($r = 0{,}125$) quase tão mal quanto os não aparentados de grupos familiares de fora (Fig. 9.14).

Através de seus comportamentos, os abelharucos nos dizem que os indivíduos conhecem seus parentes e podem distinguir diferenças sutis no grau de relacionamento. Podemos também concluir da distribuição de comportamentos cooperativos e agressivos nesta espécie que o ajustamento inclusivo é a medida apropriada de seleção sobre o comportamento social. Em outras palavras, os comportamentos altruístas podem de fato se desenvolver entre parentes próximos pela seleção de parentesco. É provável que muito do comportamento social altruísta humano tenha evoluído através deste mecanismo.

Voltaremos às interações entre membros de família mais adiante neste capítulo. Antes disso, contudo, vamos considerar se o comportamento altruísta pode se desenvolver entre não parentes. Claramente, grupos sociais podem se formar fora do alto interesse de membros de grupos em busca de proteção de predadores ou talvez devido a alguma eficiência ganha pelo forrageamento ou caça com outros indivíduos. Se grupos de indivíduos não aparentados podem dar o próximo passo em direção a uma cooperação verdadeira, na qual cada indivíduo abre mão de algum ajustamento pessoal para beneficiar um outro, é uma questão fundamental na evolução do comportamento social. Responderemos a esta questão por meio de uma análise de teoria de jogos simples.

As análises da teoria dos jogos ilustram as dificuldades para cooperação entre indivíduos não aparentados

O autointeresse domina o comportamento entre indivíduos não aparentados. Um paradoxo do comportamento social é que o conflito pode reduzir o ajustamento de indivíduos egoístas abaixo daquele dos indivíduos cooperativos. Uma consequência da seleção natural sobre os fenótipos numa população é que o ajustamento médio dos indivíduos numa população aumenta à medida que a frequência dos fenótipos favorecidos cresce. Poder-se-ia pensar, portanto, que os comportamentos que aumentam o ajustamento médio de indivíduos cooperativos poderiam também crescer numa população. O problema com este raciocínio é que, quando a maior parte de um grupo consiste em membros cooperativos, um indivíduo egoísta pode aumentar grandemente seu ajustamento pessoal através da "trapaça". Assim, o comportamento egoísta sempre seria favorecido pela seleção natural, o que impediria os grupos de cruzar o limite de comportamento cooperativo para se tornarem sociedades.

A lógica deste argumento um tanto pessimista pode ser mostrada por uma análise simples de teoria dos jogos. A abordagem que usaremos é chamada de **jogo do gavião–pombo** (também conhecido, num contexto diferente, como "o dilema do prisioneiro"). O termo "gavião" se refere geralmente aos indivíduos que se comportam egoistamente, e "pombo", aos que se comportam cooperativamente, a despeito do tipo de organismo envolvido. Vamos assumir que um tipo de indivíduo — o gavião — sempre se comporta egoistamente em situações de conflito, está sempre disposto a lutar sobre um recurso disputado, e pega todo o recurso quando vence. Em contrapartida, os pombos nunca competem sobre um recurso, mas compartilham-no equitativamente com outros pombos. Assim, o comportamento de um pombo é altruísta no sentido de que ele abre mão de recursos potenciais. Cada disputa entre dois indivíduos tem uma recompensa potencial, ou benefício (B), e pode também ter um custo (C) se a disputa resultar em conflito físico. A recompensa para um indivíduo — seja ele gavião ou pombo — depende de se o segundo antagonista é um gavião ou pombo, como mostrado na **matriz de recompensa** para o jogo (Tabela 9.1). Por exemplo, dois gaviões sempre lutam, e em média cada um tem 50% de chance de vencer o recurso, assim a recompensa para o comportamento do gavião em direção ao outro é $\frac{1}{2}B - C$, que é metade do benefício médio menos o custo da luta. Quando um gavião se confronta com um pombo, o gavião ganha o recurso inteiro incontestavelmente sem custo; assim, a recompensa para o gavião é B, a recompensa para o pombo é 0. Quando dois pombos chegam juntos num recurso, eles o compartilham, e sem nenhum custo de luta; assim, a recompensa é $\frac{1}{2}B$.

A recompensa média (aumento no ajustamento) para os gaviões e pombos depende das proporções relativas dos dois tipos

TABELA 9.1 Matriz de ganhos para o jogo gavião–pombo

	Receptor do comportamento	
Doador do comportamento	Gavião	Pombo
Gavião	$\frac{1}{2}B - C$	B
Pombo	0	$\frac{1}{2}B$

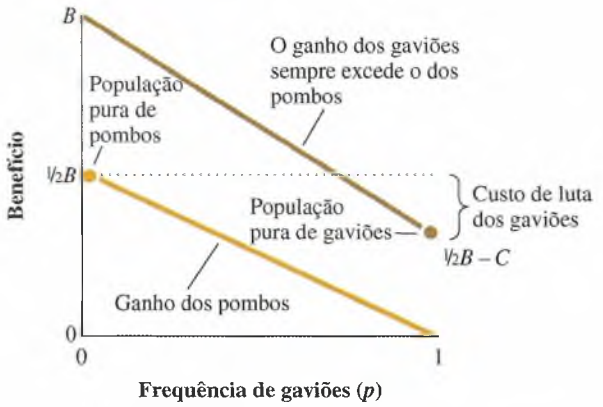


FIG. 9.15 O comportamento de gavião é uma estratégia evolutiva estável. O ganho para os gaviões no jogo gavião–pombo sempre excede o ganho dos pombos, independentemente da frequência de gaviões e pombos na população.

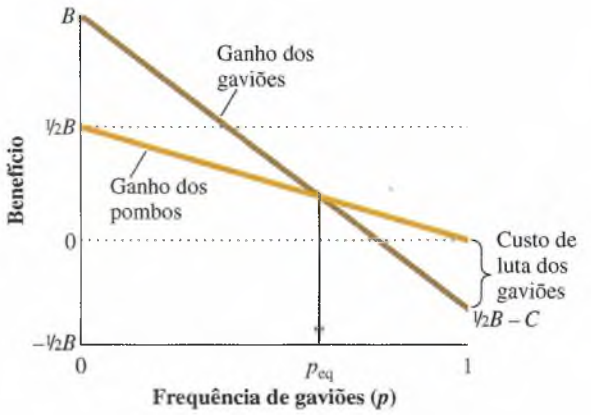


FIG. 9.16 Uma estratégia mista estável no jogo gavião–pombo é possível sob certas condições. Quando o custo de lutar entre os gaviões for maior do que a metade do ganho possível, a estratégia do gavião fica menos ajustada do que a do pombo. Em consequência, os pombos podem invadir essa população e estabelecer uma frequência de equilíbrio estável evolutivo (p_{eq}).

de indivíduos na população. Seja p a proporção de gaviões e $(1 - p)$ a proporção de pombos na população. Vamos assumir que as interações estão distribuídas aleatoriamente entre gaviões e pombos proporcionalmente à frequência de cada tipo de indivíduo na população. As recompensas são agora como se seguem: o gavião recebe $p(½B - C) + (1 - p)B$, e o pombo, $½(1 - p)B$. Uma população consistindo somente em gaviões ($p = 1$) tem uma recompensa média de $½B - C$, o que é menos do que a recompensa média de $½B$ numa população consistindo somente em pombos ($p = 0$). Claramente, a estratégia do pombo seria melhor para todos em volta de um ponto de vista social, porque os recursos seriam distribuídos igualmente sem o custo da luta.

O problema é que o comportamento do pombo não é uma **estratégia estável evolutiva**. Isto é, ela não pode resistir à invasão de uma estratégia alternativa — explicitamente, o comportamento do gavião. Um único gavião numa população de pombos (p perto de 0) recebe duas vezes a recompensa média que os pombos recebem (B *versus* $½B$) porque ele nunca encontra outro gavião, e os recursos nunca são disputados (Fig. 9.15). Assim, num mundo de pombos, a estratégia do gavião aumenta rapidamente.

Não apenas o comportamento do gavião pode invadir uma população de pombos, mas uma população pura de gaviões também é resistente à invasão de pombos, exceto quando o custo do conflito sobrepassa muito o benefício. Quando p está próximo de 1 (uma população pura de gaviões), a recompensa para os gaviões é $½B - C$ e para os pombos é 0. Assim, o comportamento do gavião é uma estratégia evolutiva estável enquanto $B > 2C$. Somente quando o benefício é menor do que duas vezes o custo do conflito, os pombos podem invadir a população de gavião. Neste caso, os pombos podem sobreviver porque os gaviões incorrem em custos muito altos de luta entre eles. O resultado final é uma população mista de gaviões e pombos, com uma proporção de gaviões (p) igual a $p = ½B/C$ (Fig. 9.16). A persistência de gaviões e de pombos é denominada de **estratégia mista** estável evolutiva. Ambos os tipos de indivíduos podem aumentar sua frequência quando são raros, dessa forma mantendo ambos no jogo.

MAIS NA REDE

O Jogo do Altruísmo Recíproco. Um jogo que é mais complexo do que o do gavião–pombo ilustra uma possibilidade para o altruísmo entre indivíduos não aparentados.

Os pais e os filhotes podem entrar em conflito sobre os níveis de investimento parental

As interações comportamentais entre pais e filhos são mais complexas do que as interações entre indivíduos na população como um todo. Enquanto os filhotes dependem de seus pais por algum tempo em suas vidas, o ajustamento de um genitor é sintetizado na sobrevivência e sucesso reprodutivo de seus filhotes. Além disso, os filhotes competem uns com outros como indivíduos, dentro dos limites estabelecidos por seu ajustamento inclusivo. Portanto, os melhores interesses dos filhotes e dos pais podem divergir.

Em vez de passivamente aceitar o que quer que venha de seus pais, a maioria dos filhotes ativamente solicita o cuidado. Os animais jovens pedem por comida e solicitam proteção (Fig. 9.17); os ovos ativamente consomem a clara dos tecidos ovarianos ou corrente sanguínea da mãe; sementes em crescimento consomem nutrientes dos tecidos maternais no ovário de uma

FIG. 9.17 Os filhotes ativamente solicitam cuidado de seus pais. Filhotes de asas-cerosas-de-cedro rogam por comida a seus pais. Fotografia de Ralph Reinhold/Animals Animals.

flor. Na maioria das vezes, os interesses evolutivos de um genitor e de seu filhote são compatíveis: quando a progênie prospera, assim também os genes de seus pais. Mas quando a acumulação egoísta de recursos por um dos filhotes deprime seus irmãos e reduz a fecundidade global dos pais, os interesses do genitor e do filhote podem entrar em conflito. Podemos definir o **conflito pai–filho** como uma situação que surge quando pai e filho diferem sobre o nível ótimo de investimento parental.

Cada ato de cuidado parental em cada unidade de investimento parental beneficia um determinado filhote pelo aumento de sua sobrevivência, mas tem custos para o genitor. Os recursos alocados para um filhote não podem ser entregues a outros, um cuidado parental prolongado retarda o nascimento de filhotes subsequentes, e os riscos de cuidar dos filhotes cotidianamente diminuem a probabilidade de que um genitor sobreviva para criar os filhotes de amanhã (veja o Capítulo 7). Assim, para o genitor, há sempre um conflito entre o sucesso reprodutivo presente e futuro. Os filhotes tentam resolver o conflito em favor do sucesso reprodutivo atual (isto é, em favor de si mesmos); os pais se beneficiam de uma distribuição mais equilibrada de seu investimento parental.

Do ponto de vista de um genitor, seus filhotes são todos geneticamente equivalentes, e o genitor não deve desviar seu investimento para qualquer um deles. Do ponto de vista de um filhote, contudo, ele mesmo tem duas vezes o valor genético de um irmão, porque um irmão compartilha somente metade de seus genes (Fig. 9.18). Portanto, quando um indivíduo possui um gene que aumenta o cuidado que recebe dos seus genitores — talvez fazendo pedir mais persistentemente — este atributo é favorecido, enquanto o custo para os pais, em termos do número de irmãos criados, é duas vezes menor do que o benefício para o indivíduo. Este é o limite para o desenvolvimento de comportamento egoísta sob a seleção de parente, que discutimos anteriormente (veja a Fig. 9.8).

À medida que os jovens amadurecem e se tornam mais capazes de cuidar de si mesmos, os benefícios do cuidado parental diminuem. Quando a razão custo–benefício do cuidado parental cai abaixo de um, o genitor deve deixar de prover cuidado para aqueles filhotes em favor de produzir novos filhotes. Suponha, contudo, que um filhote tem um gene que prolonga a solicitação de cuidado parental. Como o ajustamento inclusivo do filhote inclui somente metade do custo de não cuidar de seus futuros irmãos, o filhote "prefere" que o cuidado parental continue até que a razão custo–benefício seja 0,5 quando os filhotes futuros dos pais são irmãos completos, e mesmo menos quando não o são. Assim, o período que decorre entre a relação *B*/*C* igual a 1,0 e igual a 0,5 é o período de conflito entre pais e filhos.

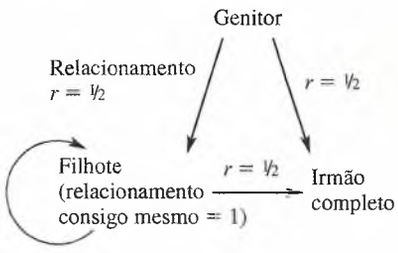


FIG. 9.18 Os interesses evolutivos dos pais e de seus filhotes podem conflitar. A assimetria no interesse evolutivo entre si mesmo e os irmãos, contrastando com o interesse simétrico dos pais por cada um dos filhotes, cria um conflito entre pais e filhotes acerca da alocação de cuidado parental.

Os biólogos acreditam que tais conflitos podem ser vistos em muitas espécies de mamíferos e aves que apresentam um cuidado pós-natal extensivo. Os animais jovens, completamente capazes de cuidar de si mesmos, às vezes rogam a seus pais cruelmente por comida. Você pensaria que os pais têm a faca e o queijo em qualquer conflito com seus filhotes, mas lembre-se de que os pais são adaptados a responder positivamente às solicitações de seus filhotes quando eles estão crescendo e são ainda dependentes. Prolongando sua aparência jovem e comportamento dependente, os filhotes podem ser capazes de tirar vantagem do cuidado parental prolongado e da resposta de seus pais.

As sociedades de insetos surgem do altruísmo de irmãos e da dominância parental

A manifestação mais extrema de vida em família é vista nos insetos sociais. A maioria dos indivíduos nestas espécies de insetos abdicam da maturidade sexual e da reprodução para ficar com seus pais e ajudá-los a criar os irmãos. A origem destas sociedades de insetos ainda está ativamente em debate — particularmente se eles evoluíram porque intensificaram o ajustamento individual de genitores despóticos, o ajustamento inclusivo dos filhotes estéreis altruístas (trabalhadores) ou o ajustamento dos indivíduos não aparentados cooperando em grupos sociais.

Estas sociedades complexas apresentam um formidável desafio para a teoria evolutiva, principalmente por causa da existência de indivíduos não reprodutores. Como pode a seleção natural produzir indivíduos sem resultado reprodutivo — isto quer dizer, sem nenhum ajustamento individual? Antes de considerar as questões evolutivas levantadas pelas sociedades dos insetos, vamos dar uma olhada rápida em sua história natural.

Há vários graus de sociabilidade no mundo animal, o mais alto dos quais é a **eussociabilidade**. Este grau é distinguido por diversas características:

1. Diversos adultos vivem juntos num grupo
2. Gerações sobrepostas — isto é, pais e filhotes vivem juntos no mesmo grupo
3. Cooperação na construção de ninhos e no cuidado dos ovos
4. Dominância reprodutiva por um ou uns poucos indivíduos, incluindo a presença de **castas** estéreis

Assim definida, a eussociabilidade está limitada entre os insetos às térmitas (Isoptera, que são realmente baratas sociais), às formigas, abelhas e vespas (Hymenoptera). Os elementos de eussociabilidade estão presentes em pelo menos um mamífero, o rato-toupeira-pelado (*Heterocephalus glaber*) da África. Os insetos sociais não somente são de interesse evolutivo, mas também são grandes atores nos processos ecossistêmicos. Os insetos sociais são polinizadores de plantas, consumidores de material vegetal e animal em grande escala, e recicladores de madeira e detritos orgânicos. Sua dominância numérica e funcional no mundo é devida em grande parte ao imenso sucesso da eussociabilidade (Fig. 9.19).

De sua distribuição ao longo dos grupos taxonômicos, está claro que a eussociabilidade evoluiu independentemente muitas vezes nos himenópteros. Os passos evolutivos que levaram à eussociabilidade são menos claros. A sequência mais amplamente aceita de eventos evolutivos inclui um período ampliado de cuidado parental para desenvolver uma ninhada, com pais guardando seus ninhos ou continuamente provendo suas larvas num

FIG. 9.19 Formigas cultivadoras de fungos formam algumas das maiores colônias de insetos sociais. As trabalhadoras da formiga *Acromyrmex echinatior* cultivam jardins de fungos fundo em seus ninhos subterrâneos. Cortesia de David Nash.

modo semelhante ao das aves que alimentam seus filhotes. Se tais genitores sobreviveram e continuaram a produzir ovos após sua primeira progênie ter emergido como adultos, então seus filhotes estariam numa posição de ajudar a criar os novos filhotes que seriam na verdade seus irmãos mais jovens. Uma vez que a progênie permanecesse com sua mãe após ela atingir a idade adulta, o caminho estaria aberto para a abdicação de sua própria função reprodutiva em prol de se dedicarem a sustentar a dela.

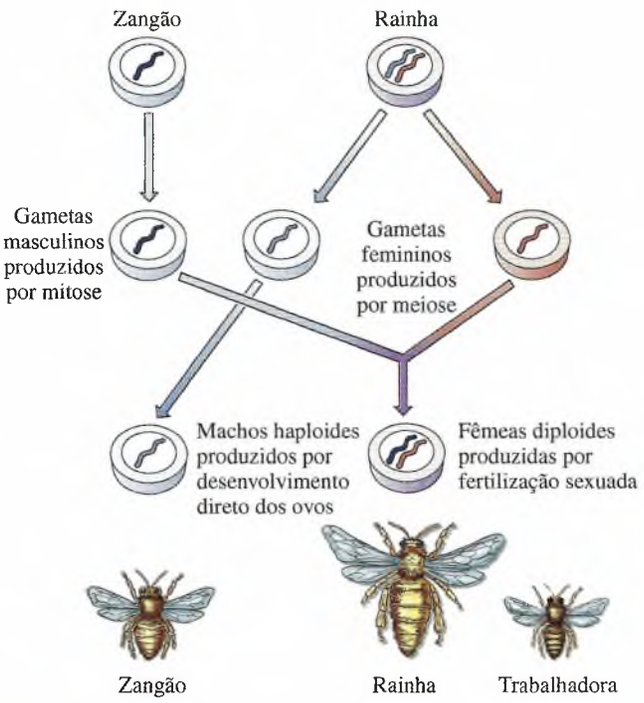


FIG. 9.20 As himenópteras têm um sistema de determinação sexual haplodiploide. Uma rainha pode determinar o sexo de seus filhotes usando espermatozoides armazenados para fertilizar os óvulos, produzindo fêmeas diploides (trabalhadoras ou rainhas) ou não fertilizando-as, produzindo machos haploides (zangões).

A organização das sociedades dos insetos

As sociedades de insetos sociais são dominadas por uma ou umas poucas fêmeas ovopositoras, denominadas de **rainhas**. As rainhas nas colônias de formigas, abelhas e vespas se acasalam somente uma vez durante suas vidas, e armazenam suficiente esperma para produzir todos os seus filhotes — até um milhão ou mais — ao longo de 10–15 anos em algumas formigas-correição. A progênie não reprodutiva de uma rainha coleta alimento e cuida do desenvolvimento dos irmãos e irmãs, alguns dos quais se tornam sexualmente maduros, deixam a colônia para se acasalar e estabelecer novas colônias.

As sociedades de abelhas são organizadas de forma simples: os filhotes de uma rainha são divididos entre uma casta estéril trabalhadora, todas geneticamente fêmeas, e uma reprodutiva, produzida sazonalmente, que consiste em machos e fêmeas. Se um indivíduo se torna um trabalhador estéril ou um reprodutor fértil, isso é controlado pela qualidade da nutrição que recebe enquanto larva em desenvolvimento. As substâncias produzidas por uma rainha e fornecidas para as suas larvas podem inibir o crescimento de órgãos reprodutivos. Nas abelhas, a casta trabalhadora representa um estágio capturado do desenvolvimento de fêmeas reprodutivas, interrompido antes da maturidade sexual.

Diferente das sociedades das formigas, abelhas e vespas, as colônias de térmitas são encabeçadas por um par acasalado — o rei e a rainha — que produzem todos os trabalhadores por reprodução sexuada. As trabalhadoras térmitas são ambas macho e fêmea, mas nenhum destes trabalhadores amadurece sexualmente a menos que o rei ou a rainha morra.

Coeficiente de relacionamento em sociedades himenópteras

Os himenópteros têm um mecanismo de determinação sexual *haplodiploide* (veja o Capítulo 8). As fêmeas — ambas trabalhadores e rainhas — são produzidas de ovos fertilizados (Fig. 9.20). Os machos, que se desenvolvem de óvulos não fertilizados, aparecem nas colônias somente como indivíduos reprodutores (zangão), que saem para procurar parceiras. O haplodiploidismo cria uma forte assimetria nos coeficientes de relacionamento nestas sociedades de insetos (Tabela 9.2). Em particular, o coeficiente de relacionamento de uma fêmea trabalhadora para uma fêmea irmã é de 0,75, enquanto para um irmão macho é de 0,25. A rainha, ela própria, tem o mesmo relacionamento genético com irmãos e irmãs (0,50), tal que ela pode ser ambivalente sobre o sexo de seus filhotes reprodutivos (zangões e novas rainhas que deixam o ninho), especialmente quando a razão sexual entre os indivíduos reprodutivos da população

TABELA 9.2 Coeficiente de relacionamento entre himenópteros macho e fêmea e seus parentes

Coeficiente de relacionamento para	Macho	Fêmea
Mãe	0,50	0,50
Pai	0,00	0,50
Irmão	0,50	0,25
Irmã	0,25	0,75
Filho	0,00	0,50
Filha	1,00	0,50

como um todo está aproximadamente equalizada. A relação genética desequilibrada entre os irmãos significa que a cooperação provavelmente será maior nas castas com todas fêmeas do que nas castas mistas. Isto pode explicar por que os trabalhadores nas sociedades himenópteras são todos fêmeas e por que os fetos de indivíduos reprodutivos normalmente favorecem as fêmeas, por cerca de 3:1 numa base de peso, a despeito da ambivalência da rainha sobre a razão sexual. Além do mais, quando uma trabalhadora fêmea pode ajudar a criar mais fêmeas do que machos reprodutores, o seu próprio ajustamento inclusivo pode realmente ser maior do que seria se ela criasse uma ninhada de número igual de machos e fêmeas. Sob estas bizarras circunstâncias, não é surpresa que castas estéreis tenham evoluído. Contudo, considerando que as sociedades das térmitas têm uma mistura mais típica de machos e fêmeas diploides, outros fatores devem entrar no jogo.

Múltiplas rainhas em colônias de formigas

Em muitas espécies de insetos sociais, as colônias têm mais do que uma rainha, e normalmente aquelas rainhas não são parentes próximos. Nestas situações, o grau de relação genética entre as trabalhadoras é em média muito reduzido. Mais ainda, a seleção de parente para o comportamento altruísta pode não ser forte o bastante para manter a paz dentro da colônia. Na verdade, o fato de tais colônias sociais de várias rainhas existirem, por si só, sugere que as rainhas exercem um controle sobre o desenvolvimento de seus óvulos em vários tipos de casta. De outra forma, sua progênie fêmea poderia aumentar seu ajustamento inclusivo por meio do amadurecimento sexual e da reprodução.

A formiga-de-fogo (*Solenopsis invicta*) é uma espécie introduzida no sul dos Estados Unidos que forma dois tipos de colônias. Um tipo tem uma única rainha, enquanto o outro tem centenas de rainhas, cada uma das quais depositando relativamente poucos ovos. Estas colônias produzem trabalhadores menores do que nas colônias de uma rainha e um número de fêmeas sexualmente maduras ou novas rainhas. Novas colônias são estabelecidas por diversas rainhas não aparentadas, e novas rainhas podem até ser adotadas de fora da colônia. A diferença no comportamento entre os dois tipos de colônias parece ser controlado por um único gene, de nome *Gp-9*, envolvido na detecção de sinais de feromônio químico. Diferentes formas do gene provavelmente influenciam a capacidade das trabalhadoras em reconhecer rainhas e limitar seus números.

Uma pesquisa recente na formiga-da-argentina mostra como a relação genética pode afetar a agressividade e a invasividade. Esta espécie foi introduzida nos EUA a partir da América do Sul há cerca de 100 anos, e tem deslocado diversas espécies nativas de formigas. Parece que a população introduzida passou por um gargalo genético que reduziu a variação genética da espécie: as formigas-da-argentina do sul dos Estados Unidos têm somente cerca de metade da variação genética no gene em sete *loci* de genes em relação às populações da mesma formiga na Argentina. Elas normalmente agem agressivamente em relação a indivíduos não aparentados, mas toleram os aparentados. Como as formigas-da-argentina nos EUA são relativamente uniformes geneticamente, os indivíduos de diferentes colônias falham em reconhecê-las como de diferentes colônias, e assim cooperar uma com as outras ("pensando" que são da mesma colônia). Assim, as formigas-da-argentina podem formar redes de colônias conectadas. Isto pode ajudar a explicar por que são tão eficientes em deslocar as espécies nativas.

As relações comportamentais entre os insetos sociais representam um extremo ao longo do *continuum* da organização social, desde os animais que vivem sozinhos, exceto para se acasalar, até aqueles que se agregam em grandes grupos organizados em comportamentos complexos. A despeito de sua complexidade, todos os comportamentos sociais equilibram custos e benefícios para o indivíduo e para os parentes próximos afetados por seu comportamento. Como a morfologia e a fisiologia, o comportamento é fortemente influenciado por fatores genéticos, e assim está sujeito às modificações evolutivas pela seleção natural. A evolução do comportamento se torna complicada quando os indivíduos interagem numa área social, e os interesses dos indivíduos numa população podem coincidir ou conflitar. Compreender a solução evolutiva do conflito social na sociedade dos animais continua a ser um dos mais desafiadores e importantes focos da biologia.

RESUMO

1. A seleção imposta pelas interações com membros da família aos indivíduos não aparentados numa população proporciona a base para a modificação evolutiva do comportamento social.

2. A territorialidade é a defesa de uma área contra a invasão por outros indivíduos. Os animais têm mais probabilidade de reter territórios quando os recursos que obtêm fazendo isso são recompensadores e defensáveis.

3. As hierarquias de dominância ordenam os indivíduos em grupos sociais por classe, o que é normalmente estabelecido por confronto direto. Como a classe é geralmente respeitada, as relações de dominância podem reduzir os conflitos do grupo.

4. Viver em grupos sociais pode beneficiar os indivíduos capacitando-os a melhor detectar predadores e se defender contra eles, ou para obter alimento de forma mais eficiente. Os grupos se formam até o ponto em que tais benefícios sobrepujam os custos de viver em grupo, tais como a competição entre os membros do grupo.

5. Atos isolados de comportamento social envolvem um doador e um receptor. Quando ambos se beneficiam de sua interação, o comportamento é denominado de cooperação; quando o doador se beneficia à custa do receptor, o comportamento é egoísta; quando o receptor se beneficia à custa do doador, é altruísta.

6. O comportamento altruísta tem sido explicado em termos da seleção de parente. Quando um indivíduo interage com um parente, ele afeta o ajustamento dos genes que compartilha com aquele parente através de herança de um ancestral comum.

7. O ajustamento inclusivo expressa o custo (ou o benefício) de um comportamento para o doador, mais o benefício (ou custo) para o receptor ajustado pelo seu coeficiente de relacionamento.

8. Em geral, a distribuição de cooperação e altruísmo em grupos sociais é sensível ao grau de relação genética entre os indivíduos.

9. As análises da teoria dos jogos, tais como o jogo gavião–pombo, indicam que o comportamento cooperativo tem baixa probabilidade de se desenvolver entre não parentes, mesmo que o benefício médio para os indivíduos num grupo social puramen-

te cooperativo exceda aquele ganho pelos indivíduos através do confronto e conflito. A razão é que o comportamento cooperativo não é uma estratégia evolutiva estável, mas pode ser invadida por trapaceadores egoístas.

10. Um conflito pode surgir entre pais e filhos sobre o nível ótimo de investimento parental. Todos os irmãos têm um coeficiente igual de relação para com seus pais, os quais portanto não têm preferência entre eles. Os filhotes têm coeficiente de relação entre si, contudo, de apenas 0,50. Portanto, um determinado filhote deveria preferir um investimento parental desigual para ele próprio à custa de seus irmãos, mesmo quando o ajustamento parental é consequentemente reduzido.

11. Os insetos sociais (térmitas, formigas, vespas e abelhas) vivem em grupos familiares extensos, nos quais a maioria dos filhotes é mantida numa colônia como trabalhadores estéreis, aumentando o ajustamento de sua mãe ao cuidarem de sua reprodutora.

12. O mecanismo de determinação sexual haplodiploide dos himenópteros resulta em fêmeas com um coeficiente de relação de 0,75 com as irmãs, mas somente de 0,25 com os irmãos. Esta assimetria provavelmente contribuiu para a formação de trabalhadoras estéreis nas formigas, abelhas e vespas, todas sendo fêmeas, e para a produção de mais fêmeas reprodutoras do que machos.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que devem os indivíduos abrir mão de defender seus territórios se a densidade de sua população aumentar?

2. Explique os custos e os benefícios que influenciam o tamanho ótimo de um bando em aves.

3. Por que deve a seleção natural não favorecer o comportamento maligno?

4. Como pode a ajuda a um parente aumentar o ajustamento do doador?

5. Na explicação da seleção de parente para a evolução do altruísmo, por que é o benefício para um receptor ponderado por um coeficiente de relacionamento com o doador?

6. Por que os comportamentos egoístas são menos favorecidos quando doador e receptor são aparentados um com o outro?

7. No jogo gavião–pombo, por que uma população com indivíduos usando a estratégia do "pombo" está susceptível à invasão por indivíduos usando a estratégia do "gavião"?

8. Se uma ave genitora tem dois filhotes para alimentar, o que é o conflito entre o interesse egoísta do genitor em distribuir alimento entre os filhotes e o interesse egoísta dos filhotes em obter alimento?

9. Compare o coeficiente de relacionamento entre irmãos e irmãs em organismos diploides e em haplodiploides.

10. Como um sistema genético haplodiploide favorece a evolução da eussociabilidade?

LEITURAS SUGERIDAS

Bernhard, H., U. Fischbacher, and E. Fehr. 2006. Parochial altruism in humans. *Nature* 442:912–915.

Brommer, J. E. 2000. The evolution of fitness in life-history theory. *Biological Reviews* 75:377–404.

Clutton-Brock, T. H., et al. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284:1640–1644.

Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: A critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64:13–33.

Emlen, S. T., P. H. Wrege, and N. J. Demong. 1995. Making decisions in the family: An evolutionary perspective. *American Scientist* 83:148–157.

Fletcher, J. A., and M. Zwick. 2006. Unifying the theories of inclusive fitness and reciprocal altruism. *American Naturalist* 168:252–262.

Foster, K. R., T. Wenseleers, and F. L. W. Ratnieks. 2006. Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology and Evolution* 21:57–60.

Gordon, D. M. 1995. The development of organization in an ant colony. *American Scientist* 83:50–57.

Griffin, A. S., and S. A. West. 2003. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302:634–636.

Heinrich, B., and J. Marzluff. 1995. Why ravens share. *American Scientist* 83:342–349.

Hoffman, E. A., and D. W. Pfennig. 1999. Proximate causes of cannibalistic polyphenism in larval tiger salamanders. *Ecology* 80:1076–1080.

Honeycutt, R. L. 1992. Naked mole-rats. *American Scientist* 80:43–53.

Hunt, J. H., and G. V. Amdam. 2005. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes*. *Science* 308:264–267.

Krause, J. 1994. Differential fitness returns in relation to spatial position in groups. *Biological Reviews* 69:187–206.

Krieger, M. J. B., and K. G. Ross. 2002. Identification of a major gene regulating complex social behavior. *Science* 295:328–332.

Mock, D. W., and G. A. Parker. 1997. *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford University Press, Oxford.

Pfennig, D. W., and J. P. Collins. 1993. Kinship affects morphogenesis in cannibalistic salamanders. *Nature* 362:836–838.

Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* 48(3):165–175.

Ratnieks, F. L. W., K. R. Foster, and T. Wenseleers. 2006. Conflict resolution in insect societies. *Annual Review of Entomology* 51:581–608.

Sharp, S. P., et al. 2005. Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature* 434, 1127–1130.

Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and S. H. Braude. 1992. Naked mole-rats. *Scientific American* 267:72–78.

Sinervo, B., and C. M. Lively. 1996. The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240–243.

Strassmann, J. E., Y. Zhu, and D. C. Queller. 2000. Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature* 408:965–967.

Toth, A. L., et al. 2007. Wasp gene expression supports an evolutionary link between maternal behavior and eusociality. *Science* 318:441–444.

Trivers, R. L. 1974. Parent–offspring conflict. *American Zoologist* 14:249–264.

Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park. Calif.

Tsutsui, N. D., et al. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:5948–5953.

West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology* 17:R661–R672.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Wilson, E. O., and B. Hölldobler. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:13367–13371.

CAPÍTULO 10

A Distribuição e a Estrutura Espacial das Populações

Uma ameaça primordial para as populações de muitas espécies é a fragmentação de seus *habitats*. À medida que as florestas são desmatadas, estradas são construídas e rios são canalizados, os *habitats* adequados para muitos organismos são quebrados em pequenos fragmentos, restringindo grandemente seus movimentos. Os organismos podem usar um determinado fragmento de *habitat* somente se puderem chegar até ele deslocando-se através de *habitats* menos favoráveis das circunvizinhanças. Os usos da terra pelos humanos — particularmente aqueles relacionados com a agricultura, os arvoredos, a moradia e o transporte — têm não somente reduzido a área de muitos tipos de florestas, campos e alagados, mas também reduzido o acesso a fragmentos viáveis daqueles *habitats* para muitas espécies. As subpopulações pequenas e isoladas em pequenos fragmentos de *habitats* podem desaparecer porque perdem diversidade genética e não podem se adaptar às condições variantes, ou porque não podem escapar de desastres como incêndios, secas ou doenças. Com o aquecimento global fazendo com que os ambientes mudem ao longo da paisagem, o acesso à rota de dispersão tem se tornado cada vez mais crítico para a manutenção das comunidades naturais de plantas e animais. Por outro lado, as espécies que podem usar *habitats* perturbados são capazes de se dispersar mais amplamente. Os *habitats* alterados pelas atividades humanas têm se tornado vias para populações de algumas espécies introduzidas que se expandem grandemente.

A fragmentação também reduz a qualidade do *habitat*. Quanto menor o fragmento, mais próximo da borda se estará em qualquer ponto daquele *habitat*. Aumentar as bordas pode ter consequências inesperadas. Por exemplo, nas florestas pluviais tropicais, as árvores a 100 metros da borda de uma área desmatada são expostas a ventos mais fortes e podem morrer da perda excessiva de água em suas folhas. Tais efeitos de borda têm causado perdas de até 15 toneladas de biomassa de árvores por hectare por ano num estudo na área central da Bacia Amazônica (Fig. 10.1).

FIG. 10.1 A fragmentação coloca os organismos mais próximos às bordas dos fragmentos de *habitat*. Este fragmento de *habitat* de floresta pluvial próximo a Manaus, Brasil, foi criado quando a floresta circundante foi convertida em pasto. A taxa de mortalidade das árvores nas bordas dos fragmentos é várias vezes maior do que aquela das árvores no meio da floresta intacta, devido à secagem e ao dano pelo vento. Cortesia de Eduardo M. Venticinque, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia.

Os americanos não precisam viajar tão longe para sentir os efeitos da fragmentação de *habitats*. Por exemplo, em grande parte do leste e do meio-oeste dos Estados Unidos, a fragmentação de florestas tem posto populações de aves florestais em contato com o parasítico chupim-de-cabeça-castanha, que deposita seus ovos nos ninhos de outras aves, reduzindo o sucesso reprodutivo de seus hospedeiros. O chupim-de-cabeça-castanha prefere fazendas e campos abertos, mas chega a atingir as bordas de bosques em busca de ninhos hospedeiros. O parasitismo de um ninho no cantador do Kentucky (uma fêmea aparece alimentando um chupim-de-cabeça-castanha filhote na fotografia de abertura do capítulo) excede em 50% nos 300 metros de borda de florestas no sul do Illinois, e este efeito de borda é ainda perceptível por mais de 1 quilômetro para dentro da floresta. Analogamente, vários predadores de ninho, incluindo muitos pequenos roedores que normalmente caçam em campos, tipicamente não se aventuram muito para dentro da floresta. Contudo, a fragmentação de *habitat* criou tanta borda de floresta que as populações de algumas aves habitantes de floresta decaíram abruptamente em algumas partes do leste da América do Norte.

A fragmentação de *habitat* é apenas uma das muitas ameaças à viabilidade das populações. As espécies com as quais compartilhamos esse planeta vêm persistindo através de muitos milhares ou mesmo milhões de anos. Muitas destas estão agora ameaçadas de extinção e são motivo de grande preocupação. Para compreender por que isto aconteceu e o que estamos fazendo sobre isso, devemos compreender como o ambiente molda a estrutura e a dinâmica das populações.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As populações estão limitadas aos *habitats* ecologicamente adequados
- A modelagem de nicho ecológico prevê a distribuição das espécies
- A dispersão dos indivíduos reflete a heterogeneidade de *habitat* e as interações sociais
- A estrutura espacial das populações acompanha a variação ambiental
- Três tipos de modelo descrevem a estrutura espacial das populações
- A dispersão é essencial à integração das populações
- A macroecologia explica os padrões de tamanho de abrangência e densidade populacional

Uma **população** consiste em indivíduos de uma espécie numa dada área. Contudo, uma população é mais do que uma coleção de indivíduos. Ela tem integridade como uma unidade organizacional na ecologia porque os indivíduos de uma população se unem para reproduzir, dessa forma misturando o *pool* genético da população e assegurando a sua continuidade através do tempo (Fig. 10.2).

Cada população vive principalmente em áreas de *habitat* adequado. O ambiente natural é um mosaico de *habitats* diferentes: fragmentos de bosque em savanas, alagados adjacentes ao longo de rios e através de pradarias, solos inférteis espalhados dentro de florestas, encostas secas misturadas com úmidas em regiões montanhosas. A distribuição fragmentada de *habitats* adequados significa que muitas populações estão divididas em **subpopulações** menores, ou *populações locais*, entre as quais os indivíduos se movem menos frequentemente do que o fazem quando o *habitat* é homogêneo.

As populações têm também uma extensão e tamanho característicos. A extensão da população, ou sua **distribuição**, é a área geográfica ocupada por uma população. A distribuição de uma população no espaço é também chamada de sua **abrangência geográfica**. O **tamanho da população** é o número de indivíduos numa população. O número pode variar de acordo com os suprimentos de alimentos, as taxas de predação, a disponibilidade de sítios de alinhamento e outros fatores ecológicos.

A **estrutura populacional** inclui diversos atributos, incluindo a densidade e o espaçamento de indivíduos num *habitat* adequado e as proporções de indivíduos de cada sexo e em cada faixa etária. A parte da estrutura populacional que abrange a densidade do espaçamento dos indivíduos é chamada de **estrutura espacial**. Ela e a distribuição de população juntas formam um quadro do arranjo das populações no espaço. Neste capítulo, consideraremos fatores que influenciam a distribuição e a estrutura espacial das populações. Estes fatores operam principalmente através de respostas comportamentais e fisiológicas dos indivíduos às variações em seus ambientes, bem como aos outros indivíduos. No próximo capítulo examinaremos os outros componentes da estrutura populacional, especialmente a distribuição de indivíduos entre as faixas etárias.

As medidas usadas para descrever a estrutura populacional proporcionam uma fotografia de uma população, mas as populações, naturalmente, estão constantemente em mutação — em tamanho, distribuição, estrutura etária e composição genética. Consideraremos este comportamento dinâmico das populações no Capítulo 11 e nos capítulos subsequentes. As mudanças na população resultam da variação nos nascimentos, mortes e movimentos de indivíduos, todos estes influenciados pelas interações dos indivíduos uns com os outros e com o seu ambiente. Assim, uma compreensão da dinâmica populacional também proporciona uma visão da estrutura da comunidade e da função do ecossistema.

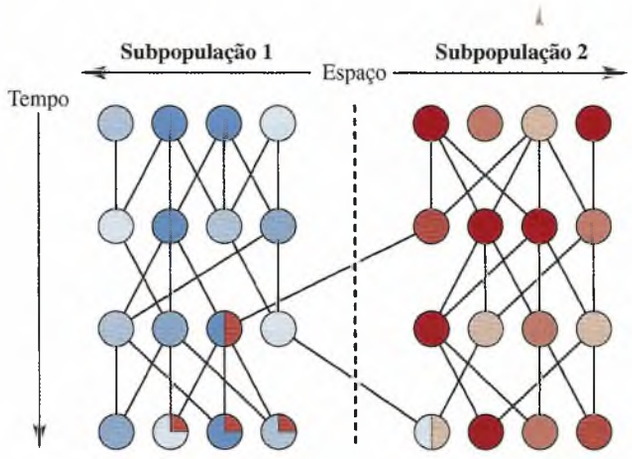


FIG. 10.2 O intercruzamento numa população mantém a sua integridade no espaço e a continuidade no tempo. As linhas conectam os filhos com seus pais. A população é dividida em duas subpopulações, separadas por uma barreira parcial à dispersão (linha pontilhada), com uma constituição genética diferente (indicada por cores diferentes). Os indivíduos numa subpopulação ficam juntos para reproduzir, como mostrado pelas linhas indicando o parentesco de cada geração de progênie. Os indivíduos ocasionalmente se dispersam entre as duas subpopulações, proporcionando alguma mistura de genes entre as duas subpopulações tal que eles contêm partes da população global.

As populações estão limitadas aos *habitats* ecologicamente adequados

Habitats uniformes se estendendo sobre grandes áreas simplesmente não existem. Em vez disso, o mundo natural varia através do espaço num mosaico de fragmentos de *habitat*. Para qualquer espécie específica, alguns destes fragmentos são adequados e outros não. O intervalo de condições físicas dentro do qual as espécies podem persistir é denominado de **nicho fundamental** das espécies. Neste intervalo de condições, os predadores, patógenos e competidores podem limitar a distribuição de uma espécie para um **nicho percebido** menor. O conceito de nicho une as distribuições de populações com o seu ambiente. As condições ambientais influenciam a abundância e a distribuição da população interferindo nos nascimentos, nas mortes e na dispersão.

Na abrangência geográfica de uma população, o clima, a topografia, o solo, a estrutura vegetacional e outros fatores influenciam a distribuição e a abundância dos indivíduos. Os bordos-de-açúcar, por exemplo, não podem viver em alagados, em solos inférteis, dunas recém-formadas, áreas recém-queimadas e diversos outros *habitats* que simplesmente se situam fora de seu nicho fundamental. Assim, a abrangência geográfica do bordo-de-açúcar é na verdade uma colcha de retalhos de áreas ocupadas e desocupadas.

A distribuição do arbusto perene *Clematis fremontii* no Missouri reflete uma hierarquia de fatores limitantes (Fig. 10.3). O clima, talvez em combinação com interações com plantas ecologicamente semelhantes, restringe esta espécie de *Clematis* a uma pequena área do meio-oeste dos Estados Unidos. A variedade distinta de *Clematis fremontii* nomeada *riehlii* ocorre somente no Condado de Jefferson, Missouri. Dentro de sua abrangência geográfica, *Clematis fremontii* var. *riehlii* está restrita aos solos secos e rochosos de afloramentos de calcário. Pequenas variações no relevo e na qualidade do solo confinam ainda mais essas plantas dentro de cada gleba de calcário nos sítios onde a estrutura do solo, a umidade e os nutrientes são adequados. Agrupamentos locais que ocorrem em cada um desses sítios consistem em muitos indivíduos distribuídos mais ou menos uniformemente.

Um estudo experimental de populações de duas espécies de *Mimulos* que vivem em diferentes altitudes na Sierra Nevada da Califórnia mostra como os limites de suas distribuições são influenciados pela adequabilidade do ambiente. O estudo comparou quão bem as duas espécies sobreviveram e se reproduziram dentro e fora de suas distribuições altitudinais naturais. Os investigadores Amy Angert e Doug Schemske, da Universidade do Estado de Michigan, transplantaram indivíduos de espécies

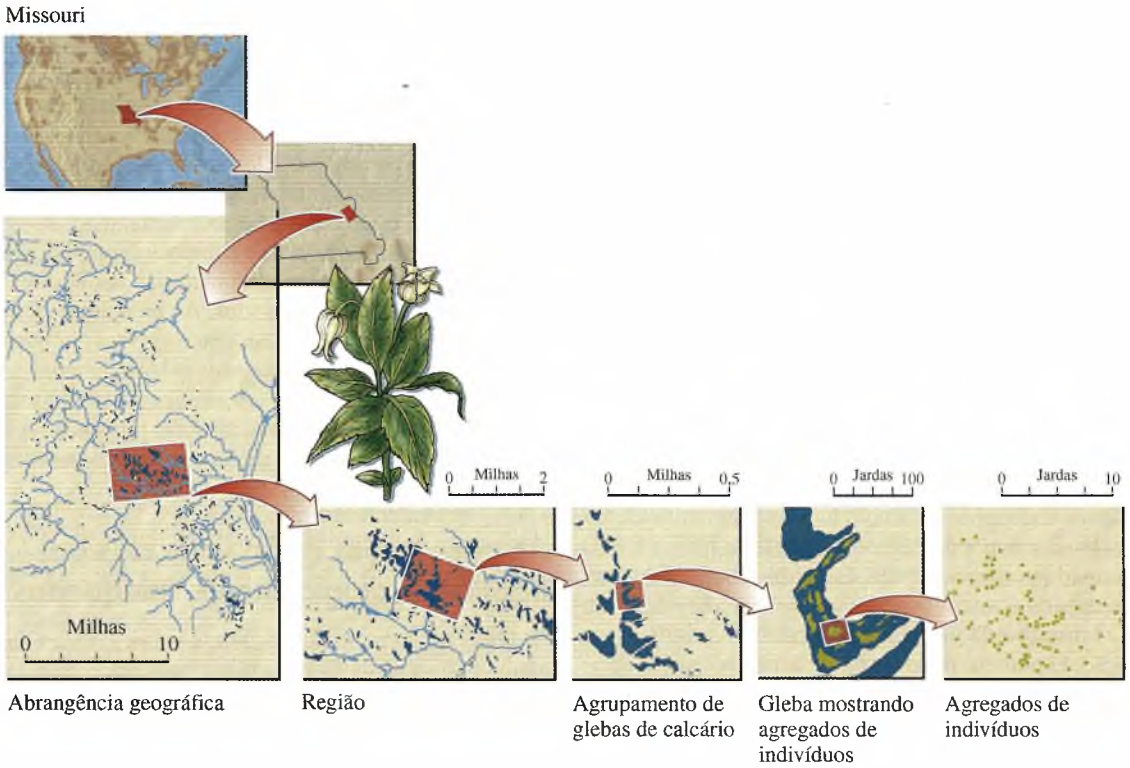


FIG. 10.3 Na abrangência geográfica de uma população, somente os *habitats* adequados estão ocupados. Diferentes escalas de mapeamento revelam uma hierarquia de padrões na distribuição de *Clematis fremontii* var. *riehlii* no leste central do Missouri. Segundo R. O. Erickson, *Ann. Mo. Bot. Gard.* 32:416–460 (1945).

de baixa altitude, *M. cardinalis*, para áreas de jardim na sua distribuição altitudinal natural e acima dela, e transplantaram espécies de elevação alta, *M. lewisii*, para áreas na sua distribuição natural. A sobrevivência, o crescimento e a produção de flores foram uniformemente mais altas nas áreas da distribuição altitudinal normal de cada espécie (Fig. 10.4). Embora as taxas de crescimento populacional não tivessem sido estimadas neste estudo, é evidente que cada espécie pode sustentar sua população somente dentro do estreito intervalo de condições ambientais que formam o nicho da espécie.

Limitação da dispersão

A presença ou ausência de *habitat* adequado frequentemente determina a distribuição de uma população, mas outros fatores, incluindo barreiras à dispersão, também têm influência. Por exemplo, a distribuição natural do bordo-de-açúcar nos Estados Unidos e no Canadá corresponde principalmente aos limites de sua tolerância às condições físicas estressantes: aridez a oeste, invernos frios ao norte e verões quentes ao sul (veja a Fig. 5.2). Muitos *habitats* adequados às espécies existem, contudo, em outras partes do mundo, especialmente na Europa e na Ásia, onde se encontram parentes próximos do bordo-de-açúcar no gênero *Acer*. Naturalmente, as sementes de bordo-de-açúcar não podem se dispersar para distâncias tão grandes através dos oceanos e colonizar estas áreas. A ausência de uma população num *habitat* adequado devido às barreiras à dispersão é chamada de **limitação de dispersão**.

A questão de que as barreiras à dispersão de longa distância frequentemente limitam as abrangências geográficas é demonstrada quando vemos o que acontece quando essas barreiras são retiradas por intervenção humana. Os humanos têm carregado plantas e animais úteis com eles desde o início de suas migrações. Os aborígenes trouxeram cachorros para a Austrália, e os polinésios distribuíram porcos (e ratos) através de todas as pequenas ilhas do Pacífico. Em tempos mais recentes, madeireiros transplantaram árvores de eucaliptos de crescimento rápido da Austrália e pinheiros da Califórnia por todo o mundo para a produção de madeira e combustível. Outras espécies têm pegado carona em transportes humanos, escondidas entre as cargas, em lastros e cascos de navios. Muitas dessas espécies introduzidas se estabeleceram e prosperaram em suas novas terras e águas. De fato, algumas populações introduzidas excederam em muito as suas populações de origem nativa em número e distribuição. Ocasionalmente, indivíduos atravessam barreiras formidáveis e se dispersam ao longo de grandes distâncias em sua nova área de dominância. Como de outra forma populações de plantas e animais teriam ocupado ilhas, tais como as Ilhas do Havaí, antes da colonização humana? Teremos mais a dizer sobre estes organismos invasores mais tarde neste livro, mas seu sucesso em muitos lugares fora de suas abrangências nativas originais realça o papel das barreiras à dispersão na limitação da distribuição das espécies.

Migração

É importante lembrar que a abrangência geográfica de uma população inclui todas as áreas que seus membros ocupam durante toda a sua história de vida. Assim, por exemplo, a distribuição do salmão vermelho inclui não somente os rios do oeste

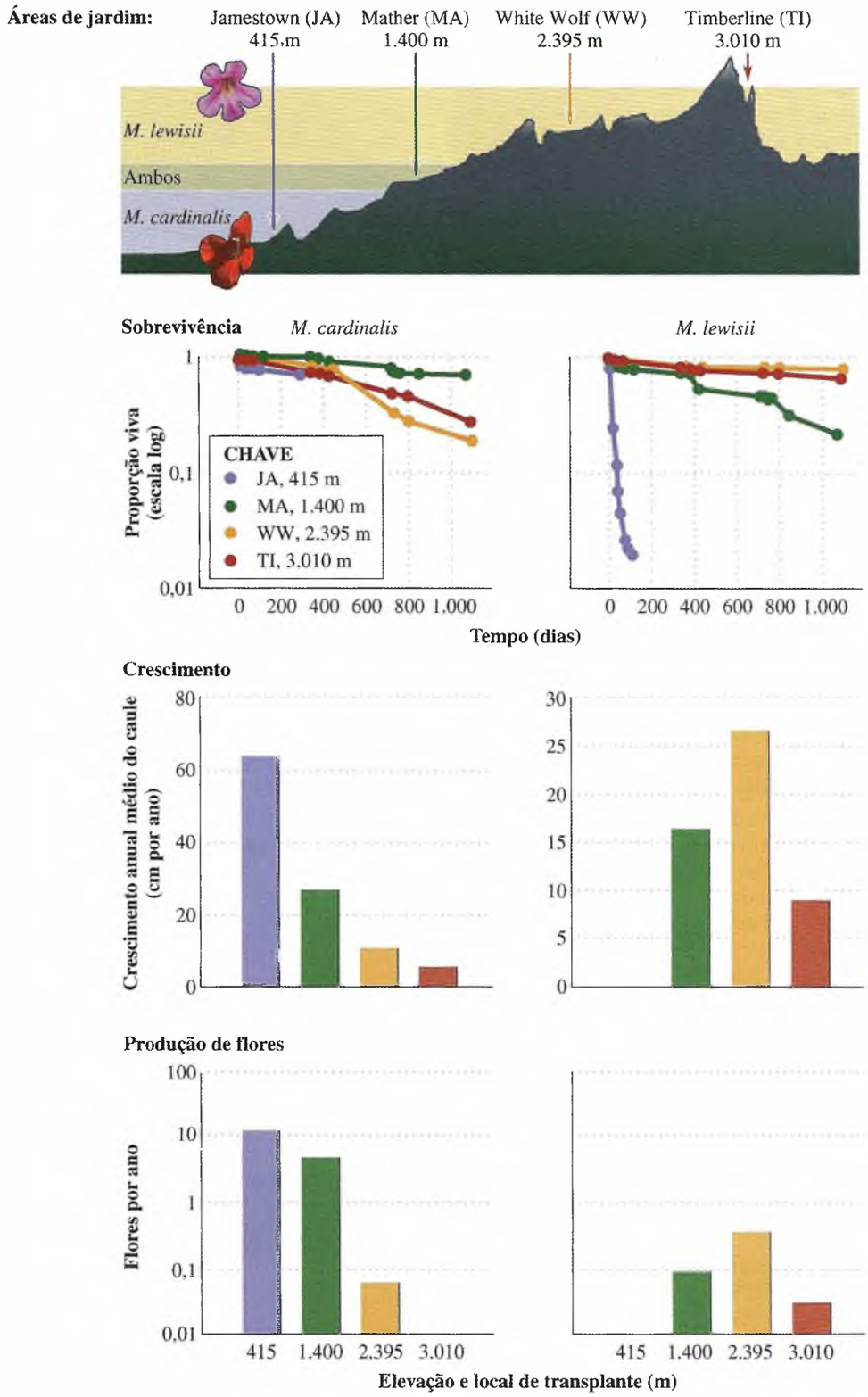


FIG. 10.4 O ajustamento individual é mais alto dentro da distribuição natural de uma espécie. Os indivíduos de altitude *Mimulus lewisii* e de baixa altitude *M. cardinalis* foram transplantados do centro de suas distribuições para áreas em diferentes elevações dentro e fora de suas abrangências altitudinais na Sierra Nevada da Califórnia. Cada espécie sobreviveu melhor, cresceu mais e produziu mais flores dentro de sua abrangência altitudinal natural; de fato, *M. lewisii* não sobreviveu abaixo do seu intervalo de altitude natural. Segundo A. L. Angert e D. W. Schemske, *Evolution* 59:222–235 (2005).

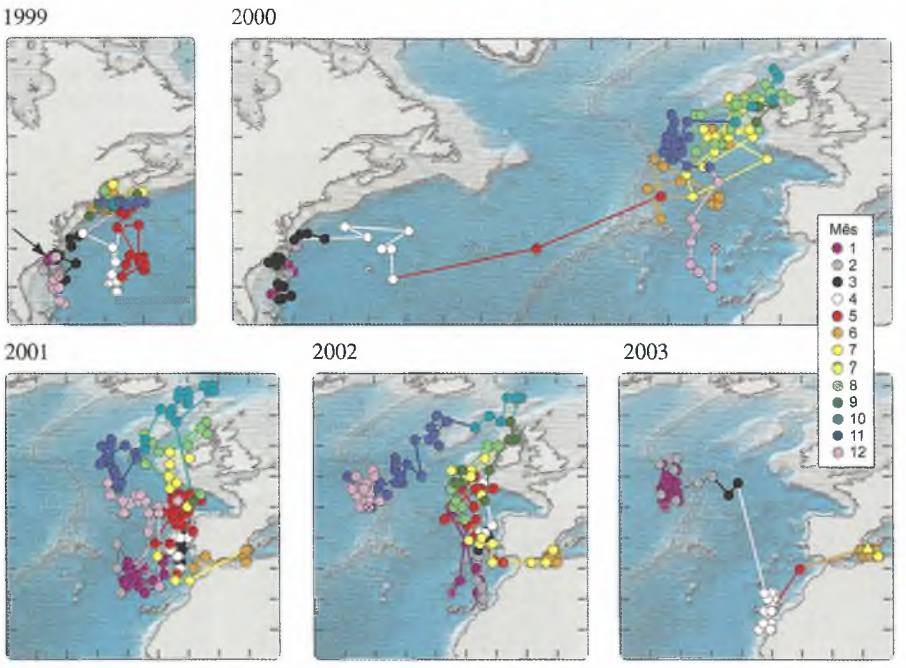


FIG. 10.5 Abrangência da albacora-azul no Atlântico ao longo da largura do Oceano Atlântico. Um registro de 5 anos (1999–2003) dos movimentos de um único indivíduo é mostrado nestes cinco painéis, cada um dos quais representando um único ano. A albacora foi marcada com uma anilha eletrônica que transmitia os dados para os satélites. Segundo B. A. Block et al., *Nature* 434:1121–1127 (2005).

do Canadá, que são suas áreas de reprodução, mas também vastas áreas do Oceano Pacífico Norte, onde os indivíduos crescem até a maturidade antes de fazer sua longa migração de volta a seu local de nascimento. As andorinhas-do-mar (*Sterna paradisea*) viajam 30.000 quilômetros por ano de suas áreas de reprodução no Atlântico Norte até a Antártida, onde passam o verão do Hemisfério Sul, e de volta novamente. Rastreamento por satélite de albacoras-azuis (*Thunnus thynnus*), eletronicamente anilhadas, revelaram migrações notáveis que abrangem toda a largura do Oceano Atlântico (Fig. 10.5). Um indivíduo anilhado em 1999 ao largo da costa da Carolina do Sul permaneceu por um ano no Atlântico oeste antes de atravessar, no espaço de umas poucas semanas, para as águas ao largo da costa da Europa, onde permaneceu, fazendo movimentos sazonais regulares entre a área

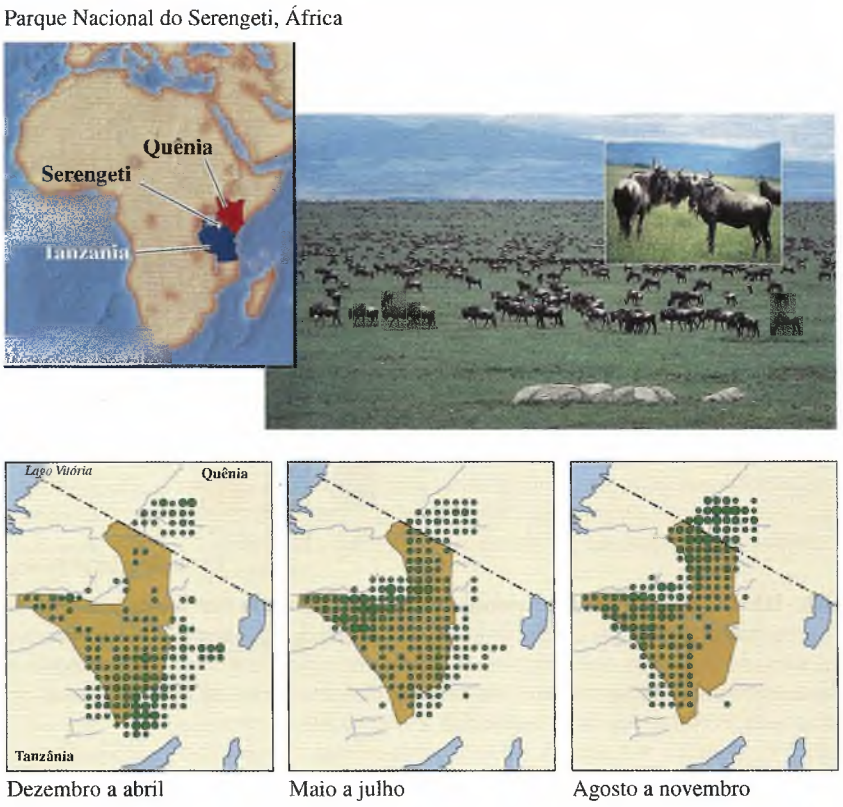


FIG. 10.6 A migração dos gnus segue seu suprimento de alimento. A distribuição das populações de gnus no ecossistema do Serengeti do norte da Tanzânia e sul do Quênia (área sombreada) é mostrada para três épocas, durante o ciclo anual ao longo dos anos 1969–1972. As migrações seguem a produção de gramíneas após as chuvas sazonais. O tamanho de cada ponto indica o tamanho relativo da população na área. Segundo L. Pennycuick, em A. R. E. Sinclair e M. Norton-Griffiths (eds.), *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*, University of Chicago Press, Chicago (1979), pp. 65–87; fotografias cortesia de A. R. E. Sinclair.

norte da Irlanda e a sua área de reprodução no mar Mediterrâneo ocidental, até ser recapturada em 2003.

Muitos animais, particularmente aqueles que voam ou nadam, executam extensas migrações. A cada outono, centenas de espécies de aves terrestres deixam a América do Norte, a Europa e a Ásia temperadas e árticas em direção ao sul, antecipando o clima frio de inverno e os suprimentos minguantes de seus alimentos invertebrados. As populações de borboleta monarca migram entre suas áreas de inverno no sul dos Estados Unidos e México e suas áreas de reprodução de verão bem longe para o norte no sul do Canadá. No leste da África, muitos grandes ungulados, como os gnus, migram longas distâncias, seguindo o padrão geográfico da chuva sazonal e da vegetação verdejante (Fig. 10.6).

Alguns movimentos migratórios são uma resposta para uma eventual falta ou redução de suprimentos locais, que forçam os indivíduos a se moverem para fora de uma área em busca de novos locais de alimentação. Este tipo de movimento é talvez melhor percebido nos surtos, ou *irrupções*, dos gafanhotos migratórios. Estas migrações em massa ocorrem quando os gafanhotos deixam uma área de alta densidade populacional onde o alimento foi deplecionado. As migrações podem atingir proporções imensas e causar danos a plantações em grandes áreas (Fig. 10.7). O comportamento irruptivo dos gafanhotos é uma resposta de desenvolvimento à densidade populacional. Quando os gafanhotos ocorrem em populações esparsas, eles se tornam solitários e sedentários com adultos. Em populações densas, contudo, o contato frequente com outros gafanhotos estimula os jovens a desenvolver um comportamento gregário e altamente móvel, que pode evoluir para uma migração em massa. O fenômeno da migração dos gafanhotos realça a natureza dinâmica das populações e suas distribuições.

A modelagem de nicho ecológico prevê a distribuição das espécies

Como vimos, as distribuições de espécies refletem a abrangência das condições físicas que sustentam a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos. Em regra geral, quanto mais adequadas as condições para uma espécie, mais densa sua população e maior sua produtividade. Esta relação fundamental entre a distribuição e o ambiente permite aos ecólogos prever as distribuições reais ou potenciais das espécies. Considere algumas das aplicações deste conhecimento. Em muitas partes do mundo, especialmente nos trópicos, a distribuição de espécies é pouco conhecida. Sem avaliações precisas dos tamanhos de distribuições das populações fica difícil manejar as espécies importantes para a conservação ou identificar áreas que seriam adequadas para a reintrodução de populações reduzidas ou extintas. Por outro lado, os gestores capazes de prever as distribuições potenciais de espécies invasoras introduzidas estão mais bem capacitados para desenvolver contramedidas adequadas.

FIG. 10.7 A migração de gafanhotos é uma resposta de desenvolvimento à alta densidade populacional. Um enxame denso de gafanhotos migratórios (*Locusta migratoria*) se move sobre a Somália, África, em 1962. Cortesia do U.S. Department of Agriculture.

O problema básico é prever a distribuição de uma espécie a partir de informações limitadas sobre a ocorrência dos indivíduos. Se assumirmos que os locais registrados para os espécimes nos museus ou herbários representam a abrangência de condições sobre as quais uma população pode existir, então seria possível extrapolar o restante da distribuição a partir daquela informação. Podemos fazer isso por um procedimento chamado de **modelagem de nicho ecológico** (Fig. 10.8). O modelista começa mapeando as ocorrências conhecidas de uma espécie no espaço geográfico, e então cataloga a combinação de condições ecológicas — geralmente temperatura e precipitação — e os locais onde as espécies foram registradas. O catálogo das condições ecológicas é o **envelope ecológico** de uma espécie. Então, como os padrões geográficos de temperatura e precipitação são bem conhecidos, o modelista pode mapear a área geográfica que tenha a mesma combinação de condições para prever a ocorrência mais ampla da espécie numa região.

Muitos procedimentos estatísticos têm sido desenvolvidos para construir o envelope ecológico de uma espécie, mas seus detalhes e as diferenças entre eles não são importantes aqui. A precisão das previsões geográficas pode ser avaliada dividindo-se a área num conjunto de "treinamento", usado para construir o envelope ecológico, e num conjunto de "teste", usado para determinar a precisão da distribuição prevista. O valor da produção de envelopes ecológicos pode ser mostrado nos casos nos quais a amostra de distribuição de espécies é particularmente completa — isto é, toda a abrangência geográfica é conhecida, proporcionando uma modelagem de nicho ecológico bastante precisa. Por exemplo, a distribuição de três espécies de eucalipto ao longo de 6.080 áreas no sudoeste de New South Wales, Austrália, mostra uma clara separação das espécies em relação as variáveis climáticas (Fig. 10.9). O clima não conta toda a história nesse caso, contudo, porque cada espécie também ocorre predominantemente em solos derivados de tipos diferentes de rochas subjacentes: vulcânicas no caso de *E. rosii*; *E. muellerana* em rochas sedimentares; e *E. pauciflora* em granitos.

Na Fig. 10.10, a abrangência do arbusto lespedeza-chinesa (*Lespedeza cuneata*) na sua região nativa no leste da Ásia é projetada de um envelope ecológico produzido com base em 28 locais no leste da China e do Japão onde a planta foi coletada. Note que a abrangência projetada inclui em sua maioria o sul temperado da China, a Península da Coreia e o Japão. Com base em 30 locais conhecidos, uma outra espécie asiática, a planta aquática *Hydrilla verticillata*, é projetada como tendo uma abrangência mais para o sul, estendendo-se através do sul da Ásia até a Nova Guiné e o norte tropical da Austrália. Contudo, as distribuições das duas espécies deveriam se sobrepor extensivamente no sul e leste da China e no norte do Laos e do Vietnã.

MUDANÇA GLOBAL

Temperaturas em mudança nos oceanos e o deslocamento de distribuições de peixes

Os ecólogos normalmente observam que as condições físicas dos ambientes terrestres e aquáticos ajudam a determinar onde uma espécie pode viver. Dada a importância de condições tais como a temperatura, a precipitação e a salinidade, poder-se-ia esperar que a distribuição de uma espécie mudaria à medida que estas condições mudam ao longo do tempo.

O aquecimento global tem tido uma influência dominante sobre a mudança ecológica durante as últimas décadas. Durante o último século, a temperatura média da Terra aumentou cerca de 0,6°C, e este aquecimento influenciou os oceanos assim como os ambientes terrestres. As temperaturas no fundo das águas do raso Mar do Norte, por exemplo, aumentaram cerca de 0,7°C por década, um aumento de 2°C desde meados de 1970 (Fig. 1). Poderiam estas mudanças de temperatura causar mudanças nas distribuições das espécies?

J. G. Hiddink, da Universidade de Bangor do Reino Unido, e R. ter Hofstede, do Instituto para Recursos Marinhos e Estudos de Ecossistemas da Holanda, investigaram se espécies de peixes marinhos poderiam ajustar suas abrangências em resposta ao aquecimento do Mar do Norte. Se muitas espécies de peixes de águas mais ao sul se movessem em direção ao norte para temperaturas mais quentes, toda a comunidade de peixes do Mar do Norte poderia ser significativamente alterada, com consequências potenciais para os pesqueiros da região.

Para compreender como as espécies de peixes estão distribuídas em relação à temperatura, os pesquisadores primeiro precisaram dos dados de temperatura da região do Mar do Norte. Felizmente, temperaturas do oceano têm sido registradas para cada grau de latitude e longitude na região desde 1977 até 2003 pelo Conselho Internacional de Exploração do Mar (ICES). Estes dados proporcionaram uma informação geográfica detalhada sobre onde as temperaturas variaram no fundo do oceano.

Durante o mesmo período, o ICES compilou dados sobre distribuições de peixes através de passagens de redes ao longo do fundo do oceano. De 1985 até 2006, os cientistas de seis países trabalharam juntos para pescar o fundo do oceano em

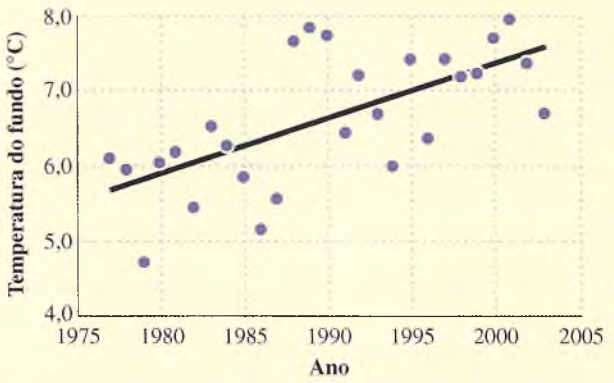


FIG. 1 A temperatura de fundo, de inverno, do Mar do Norte aumentou nos últimos 30 anos. Segundo Hiddink e ter Hofstede. *Global Change Biology* 14:453–460 (2008).

300 locais do Mar do Norte que estavam distribuídos numa escala espacial semelhante àquela dos dados de temperatura (0,5° de latitude × 1° de longitude; ou cerca de 56 × 56 km). Usando as amostras dos 7.000 arrastões, pesquisadores puderam determinar como as espécies de peixe estavam presentes em cada local. A partir destes dados, puderam deduzir como a riqueza de espécies de peixes estava relacionada com a temperatura e como ela mudou ao longo dos últimos anos.

Os pesquisadores descobriram que a riqueza de espécies de peixes no Mar do Norte tinha aumentado consistentemente ao longo de 22 anos, de cerca de 60 espécies em meados de 1980 a aproximadamente 90 espécies duas décadas depois. Esta mudança refletiu dezenas de mais espécies do sul expandindo suas abrangências em direção ao norte. De fato, as abrangências de 34 espécies, incluindo as anchovas (*Engraulis encrasicolus*; Fig. 2) e o salmonete (*Mullus surmuletus*), expandiram-se, enquanto as abrangências de somente três espécies que já estavam presentes na área se contraíram. O fato interessante é que a

Tanto *Hydrilla* quanto *Lespedeza* são espécies altamente invasoras da América do Norte. Com base nos envelopes ecológicos desenvolvidos a partir de suas distribuições nativas, podemos prever que a *Hydrilla* deveria ter uma distribuição mais ao sul do que a *Lespedeza* na América do Norte, e de fato tem. Encontram-se frequentemente exceções a estas previsões, contudo. Note que *Hydrilla* se tornou bem estabelecida na Califórnia central e sul, que não estão na área núcleo de seu envelope ecológico. Uma irrigação extensiva da agricultura criou condições adequadas para *Hydrilla* nestas áreas, mesmo com um clima geralmente muito seco para sustentar sistemas aquáticos produtivos. Inversamente, *Hydrilla* está ausente de algumas áreas que se incluem nas partes mais favoráveis de seu envelope ecológico, especialmente a drenagem do Rio Mississippi de Arkansas, Oklahoma, Missouri, Mississippi e oeste do Tennessee. Estas ausências poderiam ser explicadas tanto pelas condições ecológicas locais, que diferem daquelas da abrangência nativa mas não foram contabilizadas para o modelo de nicho ecológico, quanto pela falha das espécies em se dispersarem para estas áreas. De fato, as ausências de espécies de áreas ecologicamente adequadas têm sido usadas para estudar o papel da limitação da dispersão na distribuição das espécies. O mundo está constantemente em mudança, e às vezes as espécies têm dificuldade em se moverem com a mudança das áreas geográficas de condições adequadas. Esta é uma grande preocupação dado o rápido aquecimento do ambiente da Terra.

A dispersão dos indivíduos reflete a heterogeneidade de *habitat* e as interações sociais

A **dispersão** descreve o espaçamento dos indivíduos uns em relação aos outros dentro da abrangência geográfica da população (tenha em mente a distinção entre *distribuição* e *dispersão*, esta

FIG. 2 As enchovas são uma das espécies de corpo pequeno que estão expandindo suas abrangências em direção ao norte. Tom McHugh/Photo Researchers.

maioria das espécies de peixe que se moveram para o norte tinha corpos relativamente pequenos.

O aumento na riqueza de espécies foi positivamente correlacionado com o aumento nas temperaturas de fundo do Mar do Norte (Fig. 3). Esta correlação sugere que as temperaturas mais quentes são mais hospitaleiras para uma maior variedade de espécies, e que o aquecimento do Mar do Norte tem permitido que espécies do sul se expandam para fronteiras mais ao norte de suas abrangências. Assim, este é um caso de aumento de diversidade da mudança global de espécies numa região.

O aumento da diversidade das espécies no Mar do Norte é não somente uma mudança dramática da comunidade de peixes que está presente aqui, mas pode também afetar os importantes pesqueiros comerciais que dependem desta comunidade. Por exemplo, as três espécies cujas abrangências se retraíram (peixe-lobo, esqualo, bacalhau-ling) são todas comercialmente importantes, enquanto mais da metade das espécies com abrangências expandidas têm pouco ou nenhum valor comercial. Em consequência, esses deslocamentos na distribuição de espécies devido às temperaturas mais quentes podem aumentar a diversidade de peixes, mas diminuir o valor dos pesqueiros comerciais no Mar do Norte.

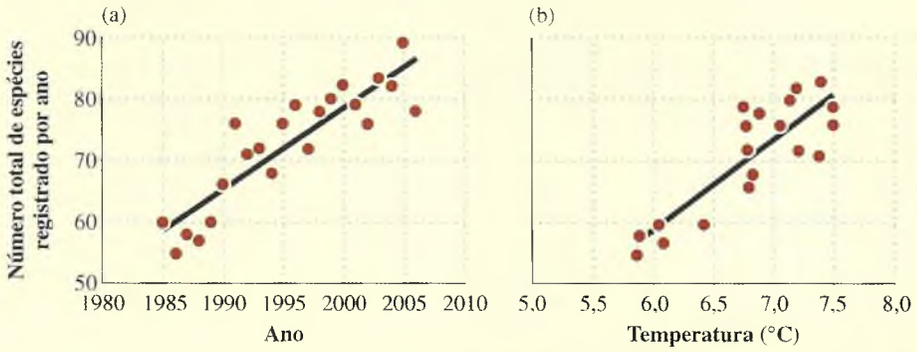


FIG. 3 (a) A riqueza de espécies de peixes no Mar do Norte vem aumentando nas últimas décadas. (b) No Mar do Norte, as águas quentes tendem a conter um número mais alto de espécies. Segundo Hiddink e ter Hofstede. *Global Change Biology* 14:453–460 (2008).

se referindo aos movimentos dos indivíduos). Os padrões de distribuições vão desde distribuições **agrupadas**, nas quais os indivíduos se encontram em grupos discretos, até distribuições uniformemente **espaçadas** (homogêneas), nas quais cada indivíduo mantém uma distância mínima entre ele mesmo e seus vizinhos (Fig. 10.11).

Os padrões de distribuição homogênea e agrupada derivam de processos diferentes. Um espaçamento uniforme surge mais comumente de interações diretas entre indivíduos. Por exemplo, plantas posicionadas muito próximas a vizinhos maiores frequentemente sofrem do sombreamento e competição de raízes; à medida que esses indivíduos morrem, tornam-se mais uniformemente espaçados (Fig. 10.12). As distribuições agrupadas podem resultar de predisposição social para formar grupos, recursos agregados, ou tendência da progênie para permanecer próximo a seus genitores. As aves em grandes bandos podem encontrar segurança na quantidade. As salamandras e os tatuzinhos se agregam sob madeiras porque são atraídos para lugares escuros e úmidos. Algumas espécies de árvores, como as de *aspen*, formam agregados de caules — todos parte do mesmo indivíduo — por reprodução vegetativa (Fig. 10.13). Em tais agregados, contudo, os caules tendem a ficar regularmente espaçados.

O agrupamento pode também ocorrer quando as árvores espalham suas sementes em distâncias limitadas. As distribuições de espécies de árvores numa floresta pluvial tropical em Pasoh, Malásia, refletem seus mecanismos de dispersão de sementes (Fig. 10.14). Os animais carregam as sementes dos frutos de *Buccaurea racemosa* sobre distâncias relativamente longas, espalhando-as uniformemente através do ambiente. As sementes de *Shorea leprosula* têm estruturas de sustentação que giram no ar descendo para o solo como pequenos helicópteros. A *Croton argyratus* dispersa suas pequenas sementes atirando-as de cápsulas secas (a assim chamada dispersão balística). Vista numa escala de centenas de metros, ambas as últimas espécies têm

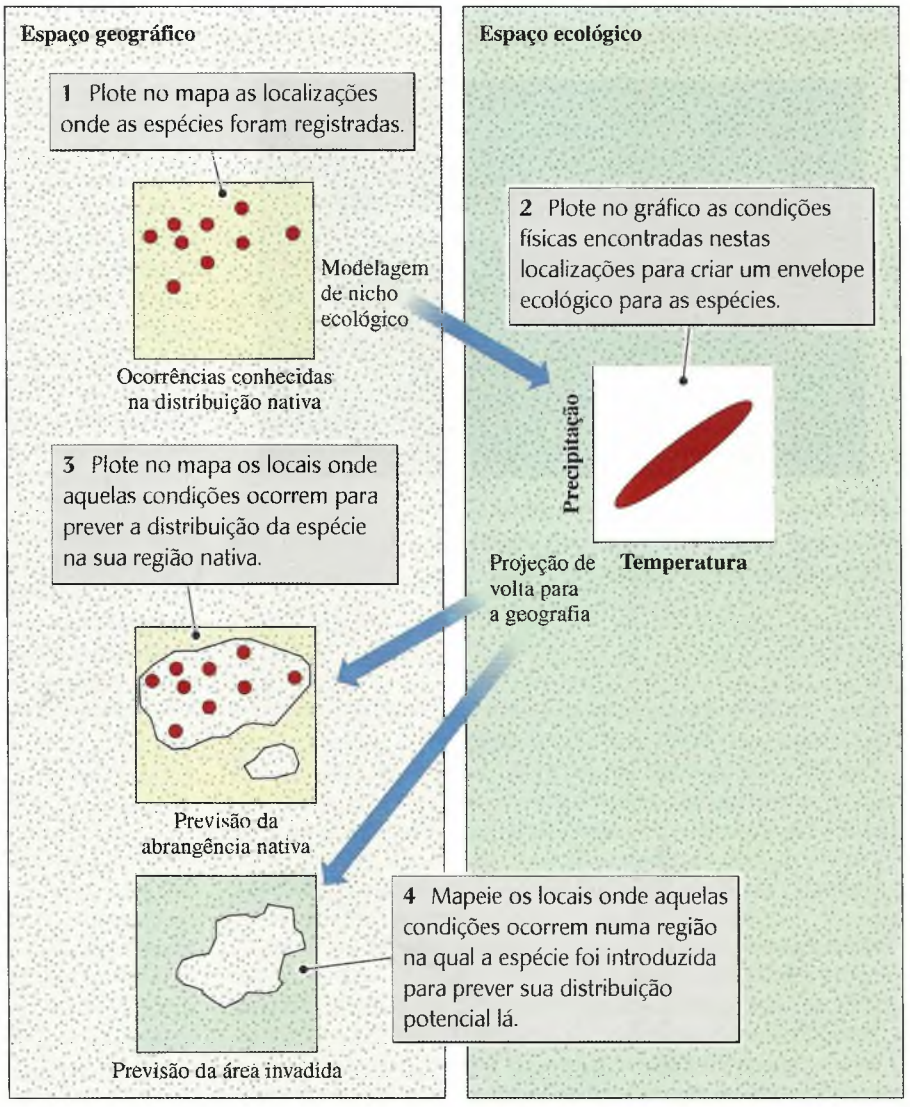


FIG. 10.8 A modelagem de nicho ecológico pode ser usada para prever as distribuições reais ou potenciais de espécies. O envelope ecológico desenvolvido a partir de um número pequeno de locais registrados de indivíduos pode ser usado para prever a distribuição de uma população, ou para prever a distribuição de uma espécie introduzida numa nova região. Segundo A. T. Peterson, *Quarterly Review of Biology* 78:419–433 (2003).

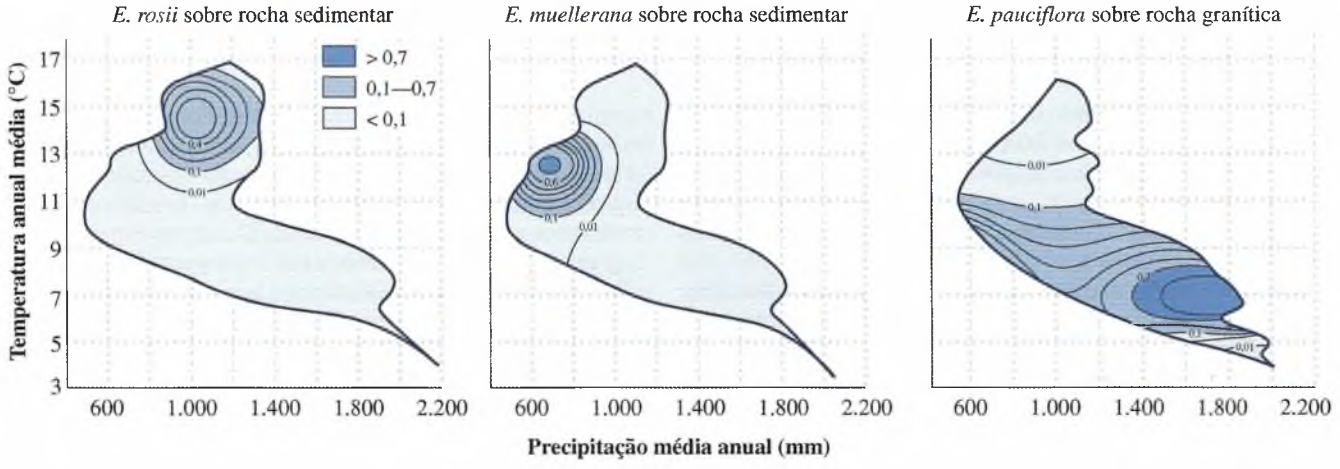


FIG. 10.9 O valor da modelagem de nicho ecológica pode ser testado usando as espécies com distribuições bem conhecidas. Cada uma das três espécies de *Eucalyptus* tem um envelope distinto. As curvas mostram a probabilidade de a espécie ser encontrada em áreas de temperatura e precipitação específica. Note que os envelopes ecológicos diferem um tanto quanto para os locais sobre rochas sedimentárias e graníticas. De M. P. Austin et al., *Ecological Monographs* 60:161–177 (1990).

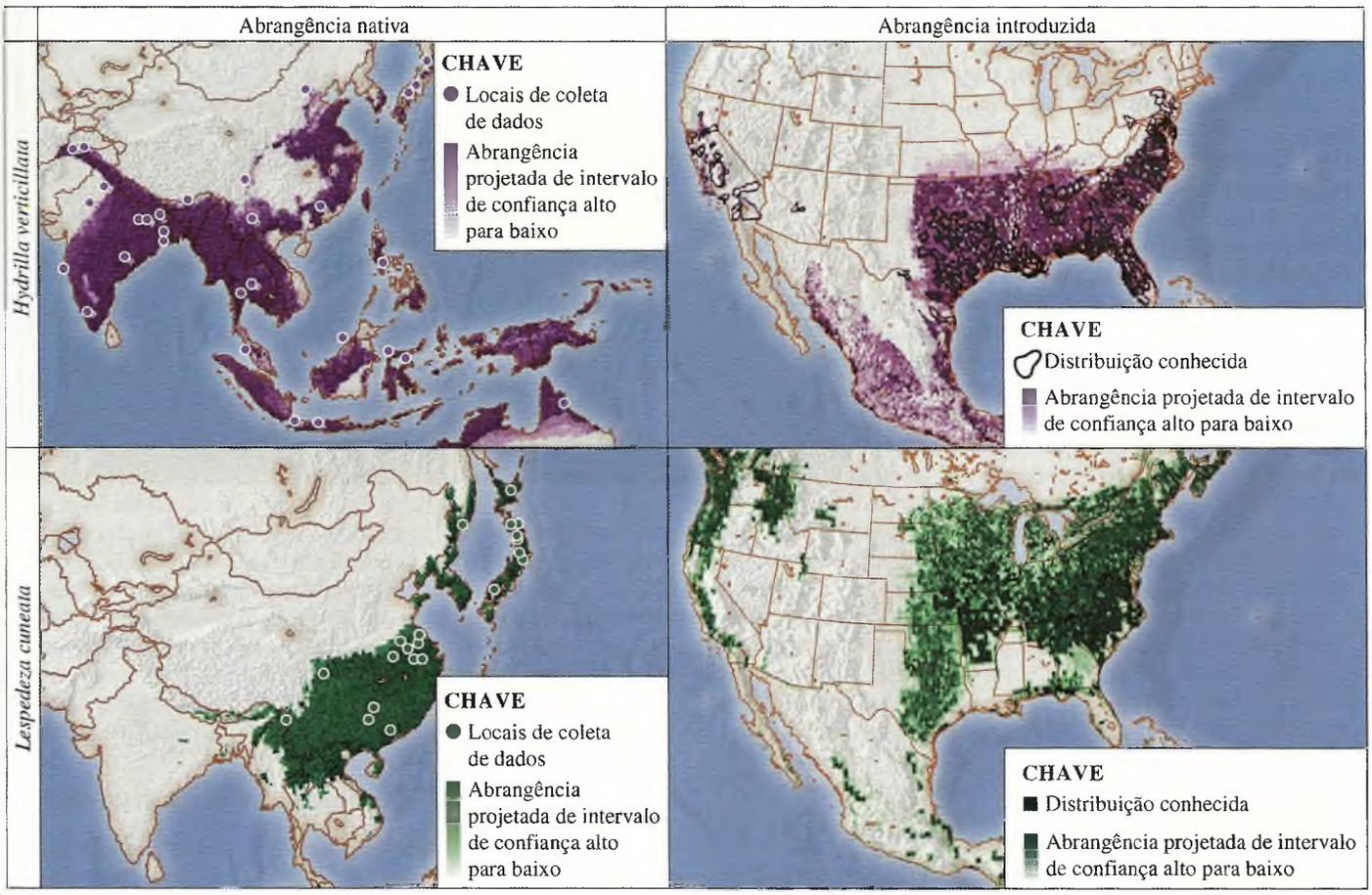


FIG. 10.10 Os envelopes ecológicos podem ser usados para prever as distribuições de espécies invasoras. Um pequeno número de registros de *Hydrilla verticillata* e *Lespedeza cuneata* foi usado para prever as distribuições destas plantas, ambas em sua região nativa (leste da Ásia) e numa nova região onde elas se tornaram invasoras (América do Norte). De A. T. Peterson et al., *Weed Science* 51:863–868 (2003).

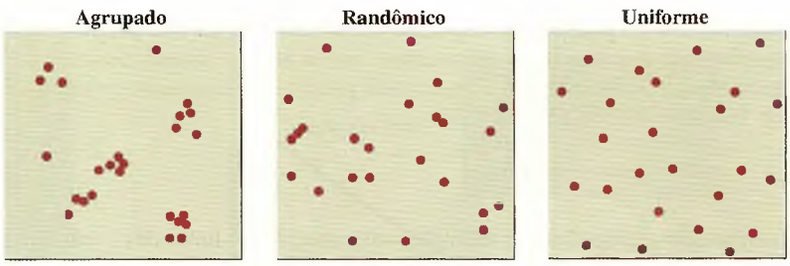


FIG. 10.11 Os padrões de dispersão descrevem o espaçamento dos indivíduos. Processos populacionais diferentes produzem distribuições agrupadas ou uniformes. Na ausência destes processos, os indivíduos se distribuem sem relação com a posição dos outros num assim chamado padrão randômico.

FIG. 10.12 Distribuições uniformes resultam de interações entre indivíduos. O espaçamento regular destes arbustos de deserto em Sonora, México, resulta da competição por água no solo. Foto de R. E. Ricklefs.

FIG. 10.13 A reprodução vegetativa faz surgir distribuições agrupadas. Esta fotografia, tirada na Floresta Nacional de Coconino, Arizona, mostra muitos aglomerados diferentes de árvores de *aspen*, que podem ser distinguidas umas das outras pelo tempo da queda da folha: alguns clones estão nus, enquanto outros ainda mantêm sua folhagem amarela de outono. Em cada clone, cada caule individual ("árvore") cresceu de um sistema radicular comum, que se desenvolveu de uma única semente. Fotografia de Tom Bean/DRK Photo.

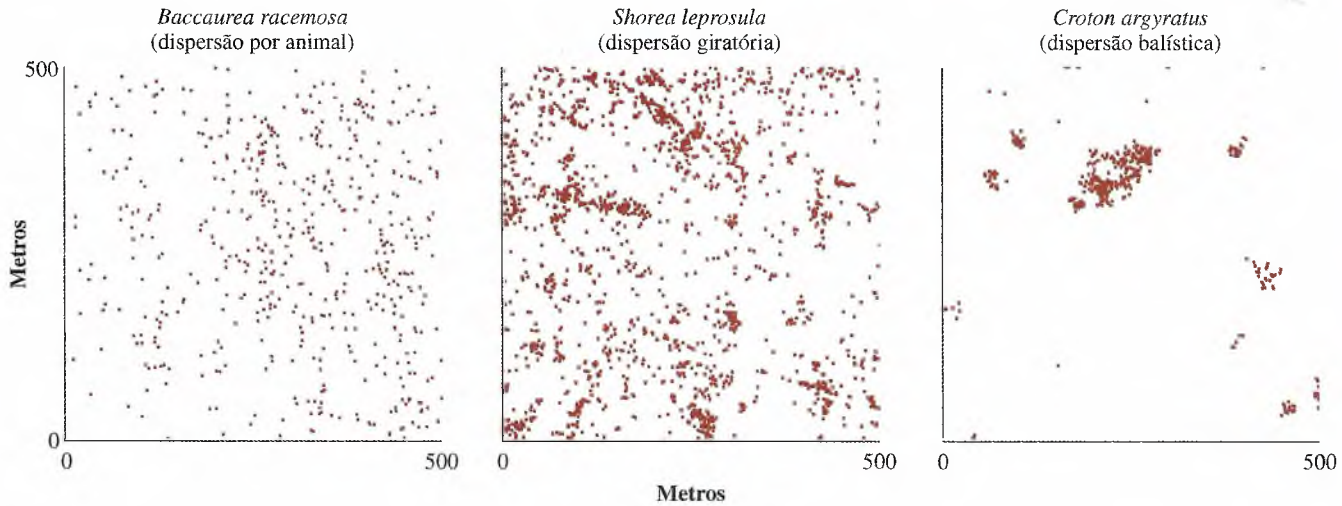


FIG. 10.14 Os padrões de dispersão em árvores de floresta pluvial refletem as distâncias de dispersão. Árvores com sementes dispersadas por animais, como a *Baccaurea racemosa*, são espalhadas mais uniformemente através de uma floresta da Malásia do que as árvores cujas sementes caem passivamente próximo ao seu genitor, como a *Shorea leprosula* e *Croton argyratus*. Segundo T. G. Seidler e J. B. Plotkin, *PLoS Biology* 4:e344 (2006).

distribuições agrupadas que refletem suas capacidades limitadas de distribuição. Em escalas menores de metros, contudo, a competição entre os indivíduos tende a criar um espaçamento mais homogêneo, assim como num clone de *aspen*. Dessa forma, o padrão de distribuição que percebemos depende da escala do nosso ponto de vista, porque processos diferentes agem sobre escalas espaciais diferentes.

Os indivíduos são raramente livres da influência dos outros, seja porque essa influência assume a forma de competição ou de atração mútua. Se os indivíduos numa população fossem distribuídos num ambiente completamente uniforme, a despeito das posições dos outros numa população, nós diríamos que eles estavam distribuídos **aleatoriamente**. Embora uma distribuição randômica seja improvável, ela é uma hipótese nula contra a qual as hipóteses alternativas que invocam outros processos devem ser testadas. Mesmo se desejarmos conhecer simplesmente se o padrão de distribuição de uma população é agrupado ou uniforme, teríamos que demonstrar estatisticamente que sua distribuição difere significativamente da aleatória. Os ecólogos têm projetado diversos testes com este propósito.

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS *Classificando uma Distribuição de Indivíduos com Base numa Dispersão Não Aleatória.* Os padrões de distribuição — agrupado, aleatório e uniforme — podem ser distinguidos por comparação com uma distribuição de Poisson. Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

A estrutura espacial das populações acompanha a variação ambiental

Vimos que as espécies habitam fragmentos de *habitat* adequado e não habitam ambientes inadequados. Contudo, mesmo ambientes adequados variam em qualidade. Alguns fragmentos, por exemplo, podem ter os recursos para sustentar uma grande po-

pulação, enquanto outros de tamanho semelhante, com menos recursos ou uma estrutura vegetacional diferente, só podem sustentar uma população muito menor. Assim, dentro da distribuição geográfica de uma população, o número de indivíduos por unidade por área, ou **densidade** populacional, pode variar muito.

A variação na densidade populacional

As condições ambientais variam sobre grandes gradientes — por exemplo, desde o quente até o frio à medida que se viaja em direção ao norte no Hemisfério Norte ou para cima numa montanha. Cada espécie está bem adaptada a um intervalo estreito de condições. As áreas com aquelas condições tendem a sustentar as densidades mais altas de população e são normalmente encontradas próximas ao centro da distribuição da espécie. À medida que nos afastamos deste ponto, as condições se tornam menos favoráveis, e menos indivíduos podem ser sustentados por unidade de área.

Considere, por exemplo, a ocorrência do papa-capim-americano (*Spiza americana*), uma pequena ave canora das pradarias e campos, por todo o meio-oeste dos Estados Unidos (Fig. 10.15). A espécie tende a ser mais numerosa no centro de sua abrangência e a diminuir em densidade em direção à periferia. Contudo, devido às condições ambientais não mudarem suavemente, o padrão é altamente irregular, seguindo uma distribuição subjacente de pradaria e *habitat* de campo.

Distribuições livres ideais

Se um indivíduo tem conhecimento perfeito da variação da qualidade dos fragmentos de *habitat*, ele deve escolher entre eles de forma a maximizar seu acesso aos recursos. Naturalmente, todos os indivíduos numa população têm o mesmo objetivo, o que significa que os bons fragmentos tendem a se encher rapidamente. Assim, os indivíduos devem se estabelecer primeiramente nos fragmentos de mais alta qualidade. À medida que as populações nestes fragmentos se avolumam, contudo, seus recursos se tornam deplecionados, e os conflitos aumentam. Portanto, a qualidade daqueles fragmentos diminui até que os fragmentos inerentemente pobres se tornem escolhas igualmente tão boas quanto os outros (Fig. 10.16). No fim da história, os indivíduos se movem de fragmentos ruins para melhores até que cada fragmento tenha o mesmo valor para o ajustamento do indivíduo, a despeito de sua qualidade intrínseca. Este resultado é chamado de uma **distribuição livre ideal**.

As tendências em direção a uma distribuição livre ideal foram primeiramente investigadas em estudos de laboratório, nos quais a qualidade dos fragmentos poderia ser controlada. Por exemplo, Manfred Milinski, do Instituto Max Planck de Limnologia em Ploen, Alemanha, testou o comportamento de busca de fragmento do peixe esgana-gata (gênero *Gasterosteus*) proporcionando alimento (pulgas-de-água) em diferentes taxas nas extremidades opostas de um aquário. Cada extremidade do aquário assim constituiu um fragmento com seu próprio suprimento de alimento. O sistema experimental tinha as seguintes características: os dois fragmentos diferiam em qualidade; a qualidade diminuía à medida que o número de peixes usando um fragmento aumentava (mais boca, menos comida); e os peixes eram livres para se mover entre os fragmentos.

Milinski colocou os peixes no aquário cerca de três horas antes do tempo, para assegurar que estariam famintos quando o experimento começasse. Antes que qualquer alimento fosse adicionado, os peixes foram distribuídos uniformemente entre as duas metades. Num experimento, 30 pulgas-de-água foram adicionadas por minuto numa extremidade do aquário, e 6 por minuto na outra — uma relação de 5 para 1. Em cerca de 5 minutos, os peixes tinham se distribuído entre as duas metades na razão prevista por uma distribuição livre ideal — isto é, 5 para 1. Quan-

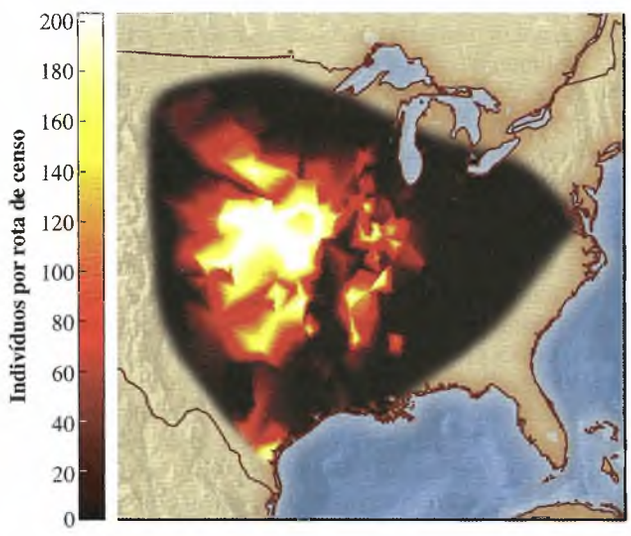


FIG. 10.15 A densidade populacional é frequentemente mais alta no centro da abrangência geográfica de uma espécie. O mapa mostra o número médio de indivíduos registrados por rota de censo de 24,5 milhas (comparadas a cada 0,5 milha) por toda a abrangência do papa-capim-americano (*Spiza americana*) na América do Norte. Observe o corte vertical no centro da abrangência, que realça áreas de florestas inadequadas para eles no Arkansas, sul do Missouri e sul de Illinois. Segundo B. McGill e C. Collins, *Evolutionary Ecology Research* 5:469–492 (2003).

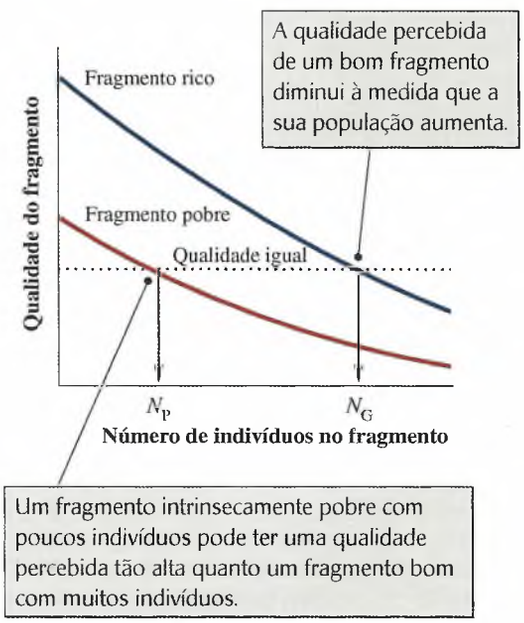


FIG. 10.16 Em uma distribuição livre ideal, cada indivíduo explora um fragmento de mesma qualidade percebida.

do a taxa de provisionamento foi mudada, ou fragmentos de alta e baixa qualidade foram trocados de lugar no aquário, os peixes rapidamente reagiram de acordo. Como eles atingem essa distribuição livre ideal não foi determinado, mas eles devem ter usado a taxa na qual encontravam itens de alimentação, e talvez o número de outros peixes próximos, como sinais da qualidade do *habitat*. Parece notável que os organismos sejam tão sensíveis às condições de seus ambientes e capazes de alterar seu comportamento de acordo.

Dispersão de fragmentos de alta para baixa densidade

Sob uma distribuição livre ideal, a qualidade percebida é uniformizada entre os fragmentos, e o sucesso reprodutivo de cada indivíduo é o mesmo a despeito da qualidade intrínseca do *habitat* que ocupa. Contudo, as populações raramente atingem este ideal na natureza. Primeiramente, os indivíduos raramente têm conhecimento perfeito da qualidade do *habitat*, e assim não podem fazer escolhas muito bem informadas. Segundo, os indivíduos dominantes podem forçar os subordinados a deixar os fragmentos de alta qualidade. Sempre que o sucesso reprodutivo foi medido no campo, foi mais alto nos *habitats* preferidos, frequentemente devido aos indivíduos dominantes terem monopolizado os melhores recursos. Em consequência, as populações nos melhores *habitats* tendem a produzir indivíduos em excesso, enquanto nos *habitats* mais pobres as mortes excedem os nascimentos e o tamanho das populações não pode ser mantido. O resultado é um saldo líquido de movimento de indivíduos das populações que crescem para as que diminuem. Desta forma, a imigração contínua de fragmentos de alta qualidade com muita população pode manter populações nos fragmentos de mais baixa qualidade.

Do sul da Europa, uma pequena ave canora chamada de chapim-azul (*Parus caeruleus*) se reproduz em dois tipos de *habitat* de floresta, um dominado pelo carvalho decíduo (*Quercus pubescens*) e o outro pelo carvalho perene (*Quercus ilex*). Estudos de longo prazo por Jacques Blondel e seus colegas da Universidade de Montpellier, no sul da França, revelaram muitos detalhes sobre as populações destas aves. O *habitat* de carvalho decíduo produz mais lagartas como alimentos para os chapins, e suas densidades populacionais (90 casais de aves por 100 hectares no *habitat* de carvalho decíduo *versus* 14 pares no *habitat* de carvalho perene) refletem esta diferença nos recursos. Os genitores produzem cerca de 50% mais filhotes na floresta decídua (5,8 por casal por ano) do que na perene (3,6 por casal por ano). A sobrevivência anual dos adultos reprodutores nos dois *habitats* é aproximadamente a mesma (50%), e assim as populações na floresta decídua aumentariam de cerca de 9% por ano se os indivíduos — a maioria aves jovens — não se dispersassem para o *habitat* perene, onde as populações locais diminuiriam numa taxa de 13% por ano na ausência de imigração.

Dado que as populações podem persistir em *habitats* subótimos, o que limita as abrangências ecológicas e geográficas de uma espécie? Esta questão pode ser difícil de responder para casos específicos, mas uma simples ilustração mostrará por que tal limitação de abrangência pode existir. Imagine uma população distribuída sobre um gradiente ambiental com condições favoráveis numa extremidade e desfavoráveis na outra (Fig. 10.17). A taxa de crescimento populacional sobre as condições favoráveis é positiva, isto é, os nascimentos excedem as mortes. Sob condições desfavoráveis, as mortes excedem os nascimentos, e as populações locais declinam quando nenhum indivíduo é

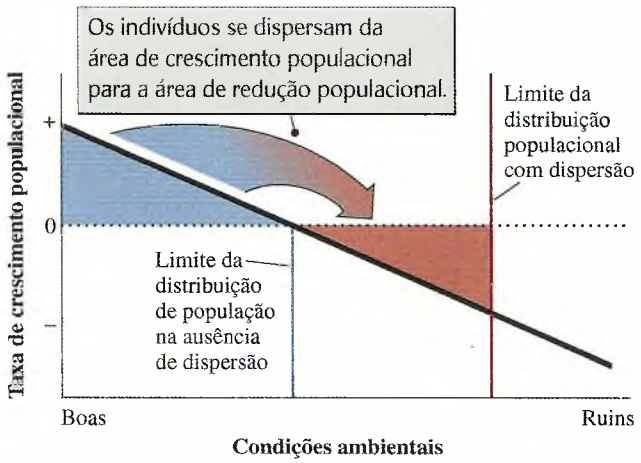


FIG. 10.17 A dispersão pode estender a distribuição de uma espécie a ambientes inadequados. Os indivíduos se movem para fora de *habitats* com taxas de crescimento populacional positiva (área azul), que se tornariam superpopulosas na ausência de emigração, para *habitats* menos adequados com taxas de crescimento populacional negativas (área vermelha), ajudando a manter as populações lá. Este movimento não afeta a taxa de crescimento populacional líquida por toda a distribuição. Esta capacidade de substituir as perdas populacionais está limitada pela produtividade das populações locais das regiões favoráveis, que por fim restringem a distribuição da população.

adicionado por imigração. A dispersão de *habitats* mais favoráveis pode compensar estas mortes e manter uma população num ambiente marginal, mas somente até certo ponto. A capacidade de substituir as perdas populacionais está limitada pela capacidade da população nos *habitats* favoráveis em produzir novos membros, tal que *habitats* muito marginais não sustentam qualquer tipo de população.

Se as distribuições estão limitadas em geral devido aos indivíduos não serem adaptados às condições além das bordas de suas abrangências, poderíamos razoavelmente perguntar por que as populações marginais não desenvolvem uma tolerância maior às condições locais que as permitam aumentar em número e expandir suas abrangências. Em um importante artigo publicado em 1997, Mark Kirkpatrick e Nick Barton sugeriram que a adaptação ao local na periferia da abrangência de uma espécie é impedida pela imigração de indivíduos que se dispersam do centro da abrangência, porque isso traz genomas adaptados às condições do ambiente ótimo (central) para a espécie. De acordo com este cenário, a dispersão impede uma expansão de abrangência em vez de promovê-la, mas os biólogos ainda não explicam o equilíbrio entre estes processos conflitantes. No Capítulo 13, olharemos mais de perto as consequências genéticas dos movimentos dos indivíduos nas populações.

Três tipos de modelo descrevem a estrutura espacial das populações

A fragmentação do mundo natural e o movimento dos indivíduos entre os fragmentos demandam um conceito espacialmente complexo da população. Os ecólogos desenvolveram este conceito através de três tipos de modelos — metapopulação, fon-

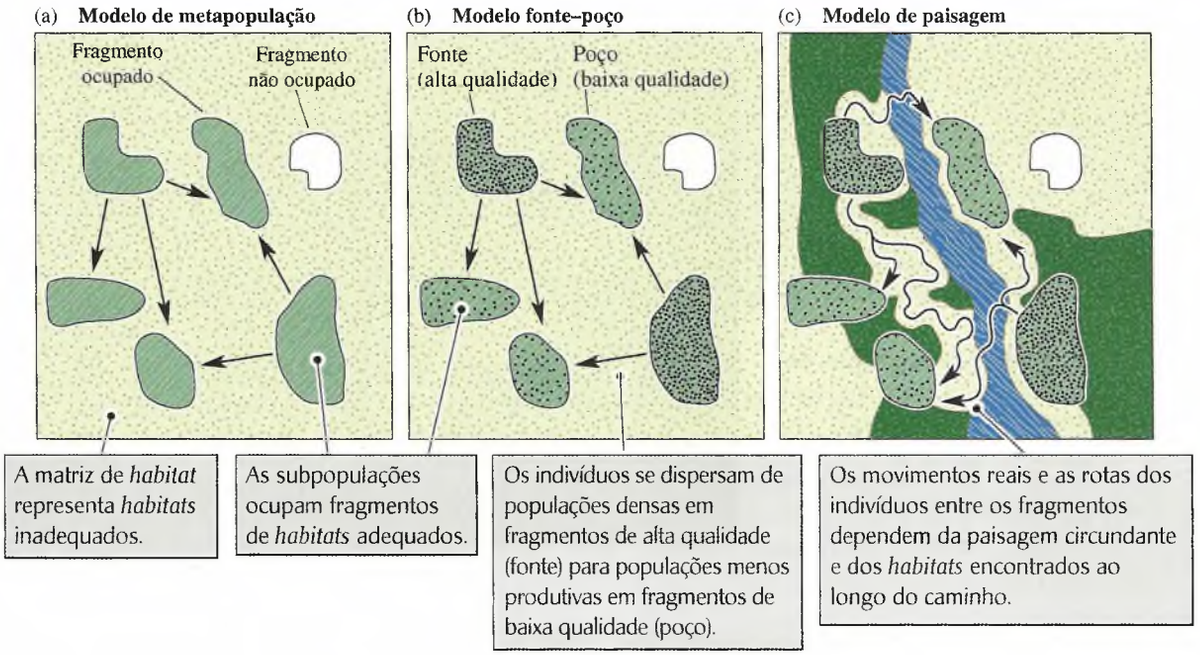


FIG. 10.18 Os modelos de estrutura espacial populacional diferem em relação à variação na qualidade do fragmento de *habitat* e na matriz interveniente. As setas representam movimentos de indivíduos entre os fragmentos. (a) Um modelo de metapopulação com seis fragmentos de *habitat* adequado, cinco dos quais estão ocupados. As populações ocupam fragmentos de *habitats* cercados por uma matriz despida de atributos de *habitat* inadequado. Assim, a qualidade da matriz não tem efeito sobre os movimentos interfragmentos, mas o arranjo dos fragmentos e as distâncias entre eles têm. (b) Num modelo fonte–poço, as populações crescentes em fragmentos de *habitat* de alta qualidade (populações-fonte) produzem um excesso de indivíduos. Estes se dispersam para os fragmentos de *habitat* adequados, onde a imigração mantém populações-poço menos produtivas. (c) Num modelo de paisagem, os fragmentos de *habitat* adequado são sobrepostos a uma paisagem composta de um mosaico de tipos muitos diferentes de *habitat*. A paisagem afeta os movimentos dos indivíduos entre os fragmentos. Segundo J. A. Wiens, em I. A. Hanski e M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*, Academic Press, San Diego (1997), pp. 43–62.

te–poço e paisagem — que incluem a estrutura espacial do ambiente. Os **modelos de metapopulação** descrevem o conjunto de subpopulações que ocupam fragmentos de um tipo específico de *habitat* entre os quais os indivíduos se movem ocasionalmente. O *habitat* interveniente, denominado de ***habitat* de matriz**, serve somente como uma barreira para o movimento dos indivíduos entre as subpopulações (Fig. 10.18a). Estes modelos enfatizam as contribuições da colonização e da extinção de subpopulações às mudanças no tamanho global da população. Exploraremos esta dinâmica em mais detalhes no Capítulo 12.

Os **modelos fonte–poço** adicionam diferenças na qualidade dos fragmentos adequados de *habitat*, como vimos no exemplo do chapim nas florestas de carvalho do sul da Europa. Quando os recursos são abundantes, os indivíduos produzem mais filhotes do que o exigido para substituí-los, e o excedente de filhotes se dispersa para outros fragmentos. Tais subpopulações servem como **populações-fonte**. Nos fragmentos de *habitat* mais pobre, as populações são mantidas por imigração de indivíduos de outras partes, porque muito poucos filhotes são produzidos localmente o suficiente para substituir aqueles que morrem. Estas populações são conhecidas como **populações-poço** (Fig. 10.18b).

O **modelo de paisagem** dá um passo além do modelo de metapopulação ao considerar os efeitos das diferenças da qualidade do *habitat* dentro da matriz de *habitat* (Fig. 10.18c). Analogamente, a qualidade de um fragmento de *habitat* pode ser alterada pela natureza dos *habitats* do entorno. Ela poderia ser aprimorada, por exemplo, se os outros fragmentos do entorno na paisagem proporcionassem recursos tais como locais de pernoite, materiais para aninhamento, polinizadores ou água. Outros tipos de fragmentos de *habitat* vizinhos poderiam ser muito ruins se abrigassem predadores e vetores de patógenos. A matriz de *habitat* também influencia o movimento de indivíduos de uma subpopulação para outra. Claramente, algumas rotas são mais atrativas do que outras por causa dos tipos de *habitat* encontrados ao longo do caminho.

A dispersão é essencial à integração das populações

Quando os indivíduos se dispersam através de uma população, conectam todas as diferentes subpopulações e fazem a população, como um todo, funcionar e evoluir como uma única estrutura. Quando a dispersão é limitada, as diferentes partes de uma população se comportam independentemente umas das outras. Medir a dispersão é dessa forma importante para os ecólogos que desejam compreender a dinâmica populacional.

Medir a dispersão, particularmente em longas distâncias, exige indivíduos marcados e recapturados (Fig. 10.19). Como os indivíduos de algumas populações podem se dispersar em grandes distâncias em qualquer direção, grandes áreas precisam ser pesquisadas para marcar indivíduos de modo a assegurar uma amostragem precisa dos movimentos. Os biólogos de população

FIG. 10.19 Os movimentos nas populações podem ser rastreados por indivíduos marcados. Aqui, uma pata (*Anas clypeata*) é anilhada com uma etiqueta de bico identificável individualmente e um pequeno transmissor de rádio. Estes dispositivos não machucam a ave nem impedem seu movimento e alimentação. Fotografia de R. E. Ricklefs.

normalmente recorrem a técnicas engenhosas para medir a dispersão. Por exemplo, uma das primeiras tentativas de se medir a dispersão em populações naturais envolveu medir os movimentos para longe de um ponto de liberação por moscas-de-fruta (*Drosophila*) que poderiam ser distinguidas por uma mutação visível.

Uma medida conveniente do movimento nas populações é a média da **distância de dispersão de vida**, que indica quão longe os indivíduos se movem, em média, de seu local de nascimento até o local de reprodução. Se desenharmos um círculo com origem no local de nascimento de um indivíduo, e um raio igual à distância de dispersão de vida média para a sua espécie, ele circunscreverá a *área de dispersão de vida do indivíduo* (Fig. 10.20). Numa população de distribuição homogênea, a área de dispersão de vida de um indivíduo incluirá a maioria dos outros indivíduos que poderiam potencialmente interagir ou se acasalar com ele durante a sua vida. O número desses indivíduos, estimado pela área de dispersão de vida vezes a densidade populacional, define o **tamanho de vizinhança** para cada membro de uma população.

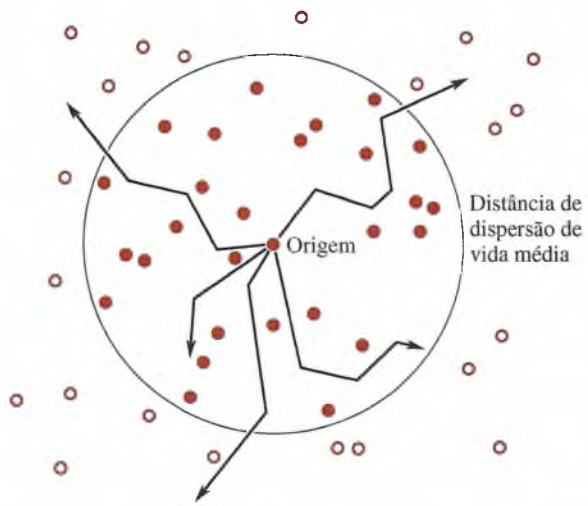


FIG. 10.20 O tamanho de vizinhança é o número de indivíduos num círculo cujo raio é a distância de dispersão de vida média. O local de nascimento de um indivíduo é indicado pela origem no centro do círculo. O raio do círculo representa a distância média que os indivíduos viajam entre o nascimento e a reprodução.

Para ilustrar a aplicação do conceito de tamanho de vizinhança para as populações naturais, pequenas aves canoras de oito espécies foram marcadas com anilhas nas pernas enquanto emplumadas e recapturadas quando reprodutores adultos. As distâncias de dispersão de vida para estas espécies resultaram numa média entre 344 e 1.681 metros; as densidades de população variaram entre 16 e 480 indivíduos por quilômetro quadrado, e os tamanhos de vizinhança, entre 151 e 7.679 indivíduos. Assim, uma distância de dispersão de vida de cerca de um quilômetro por geração não é incomum para populações de aves canoras. Nesta taxa, os descendentes de um indivíduo poderiam atravessar uma população inteira, distribuída ao longo de um continente razoavelmente grande, em um milhar de gerações ou tanto.

Esta taxa, contudo, é baixa comparada com a taxa na qual a fronteira de uma distribuição de população pode se expandir através de uma região desocupada. Em 1890 e 1891, 160 estorninhos europeus foram liberados nas vizinhanças da cidade de Nova York por um indivíduo que queria introduzir todas as aves mencionadas nos trabalhos de Shakespeare no Novo Mundo. No espaço de 60 anos, a população tinha se espalhado por 4.000 quilômetros, de Nova York até a Califórnia, numa taxa média de cerca de 67 quilômetros, ou 67.000 metros, por ano (Fig. 10.21). Esta rápida expansão ocorreu quando os poucos indivíduos, principalmente jovens, se dispersaram para distâncias muito mais longas do que a média e estabeleceram novas populações além das fronteiras da abrangência da espécie. Embora os poucos indivíduos que podem se mover por tais distâncias longas sejam exceções, eles podem ter grandes efeitos nas distribuições de população e no movimento dos alelos numa população.

A distância de dispersão média mantém uma relação surpreendentemente consistente com a densidade populacional através de muitas espécies. Por exemplo, em três populações do caracol terrestre *Cepaea nemoralis*, que obviamente não detém recordes de velocidade, as distâncias de dispersão após 1 ano variaram entre 5,5 e 10 metros. Contudo, como as populações de caracol são densas, os tamanhos de vizinhança eram semelhantes àqueles das aves canoras descritas acima: 1.800 a 7.600 indivíduos.

FIG. 10.21 As populações introduzidas podem se espalhar rapidamente para fora de sua abrangência estabelecida. A expansão para o oeste da abrangência do estorninho-europeu (*Sturnus vulgaris*) nos Estados Unidos ocorreu através de uma dispersão de longa distância. As áreas sombreadas representam a abrangência de reprodução; os pontos indicam registros de aves — principalmente indivíduos jovens — nos invernos precedentes fora da abrangência de reprodução. Tais movimentos de longa distância de jovens não marcados provavelmente não seriam detectados numa população estabelecida. A população de estorninhos agora cobre mais de três milhões de milhas quadradas (7,8 milhões de km²) da América do Norte de costa a costa. Segundo B. Kessel, *Condor* 55:49–67 (1953).

Os dados de marcação e recaptura sobre um lagarto escamoso (*Sceloporus olivaceous*) próximo a Austin, Texas, revelou uma distância de dispersão de vida média de 89 metros e um tamanho de vizinhança entre 225 e 270 indivíduos. Assim, para diversas populações diferentes de animais, os tamanhos de vizinhança são muito mais semelhantes do que se poderia esperar a partir da distância de dispersão ou da densidade populacional sozinhas.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Efeitos dos corredores de *habitat* sobre a dispersão e a distribuição numa floresta de pinheiro da planície costeira do Atlântico. Na planície costeira do Atlântico do sudeste dos Estados Unidos, dois tipos de pinheiros (*P. taeda* e *P. palustris*) formam florestas com uma estrutura diversa de plantas de sub-bosque. Muitas dessas espécies de sub-bosque crescem melhor em fragmentos abertos criados quando tempestades cortam o topo das árvores ou o fogo varre uma área. Em consequência, muitas espécies de arbustos e herbáceas têm distribuições fragmentadas que são limitadas, até certo ponto, por suas capacidades de dispersão.

Nick Haddad, da Universidade do Estado da Carolina do Norte, e muitos de seus estudantes e colegas conduziram um grande estudo experimental no Savannah River Ecology Laboratory na Carolina do Sul, para investigar um fator contribuinte das distribuições de animais e plantas na paisagem: o efeito dos corredores que conectam *habitats* adequados. O plano do estudo era simples: os investigadores criaram oito conjuntos de cinco áreas iguais (1.375 ha) de fragmentos de *habitat* desmatado. Cada conjunto tinha um fragmento central que servia como área fonte. Dos quatro fragmentos periféricos, um foi conectado ao fragmento central por um corredor de 25 metros de largura. Os três isolados remanescentes tinham diferentes formas para controlar o efeito do aumento de borda no corredor (Fig. 10.22).

Os investigadores usaram uma série de métodos para medir a dispersão. Eles seguiram os movimentos da borboleta-da-castanheira (*Junonia coenia*) e da borboleta fritilária (*Euptoieta claudia*), marcando indivíduos em cada um dos fragmentos centrais e os recapturando nos fragmentos periféricos. Uma técnica semelhante foi usada para seguir os movimentos do pólen de insetos polinizadores e frutos e sementes de aves dispersoras. Para rastrear o movimento do pólen, os investigadores plantaram três plantas maduras fêmeas de azevim (*Ilex verticillata*) em cada fragmento periférico e oito machos em cada um dos fragmentos centrais. As flores fertilizadas que produziram frutos nos fragmentos periféricos indicavam movimento de pólen vindo do fragmento central. Para rastrear os movimentos das sementes e frutos, eles plantaram indivíduos de uma azevim local (*Ilex vomitoria*) e da árvore-de-cera (*Myrica cerifera*) no fragmento central, então coletaram amostras de fezes de aves em armadilhas colocadas sob 16 poleiros artificiais em cada fragmento periférico. Em alguns casos, os frutos

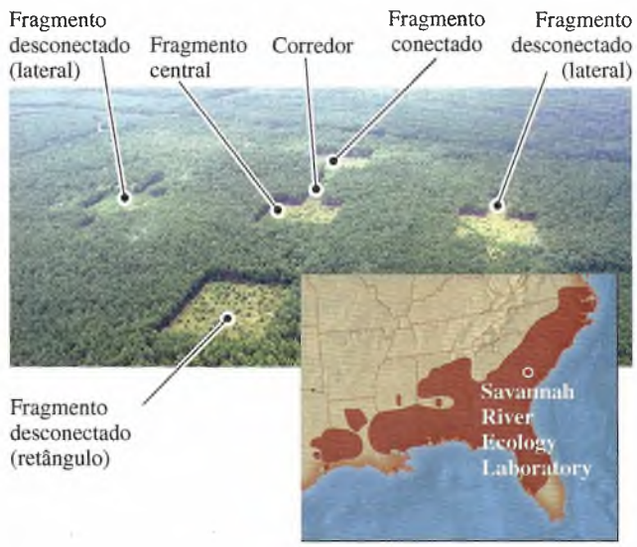


FIG. 10.22 Os fragmentos experimentais podem ser usados para investigar os efeitos dos corredores de *habitat*. O Savannah River Ecology Laboratory está localizado na Carolina do Sul em florestas de dois tipos de pinheiro da planície costeira do Atlântico (área vermelha). Os investigadores criaram conjuntos de fragmentos experimentais desmatados no *habitat* da floresta para investigar os efeitos da conectividade de *habitat* e forma de fragmento. O fragmento central serviu como área fonte para os animais e plantas se dispersando. Segundo E. I. Damschen et al., *Science* 313:1284–1286 (2006); D. J. Levey et al., *Science* 309:146–148 (2005); fotografia cortesia de Ellen Damschen.

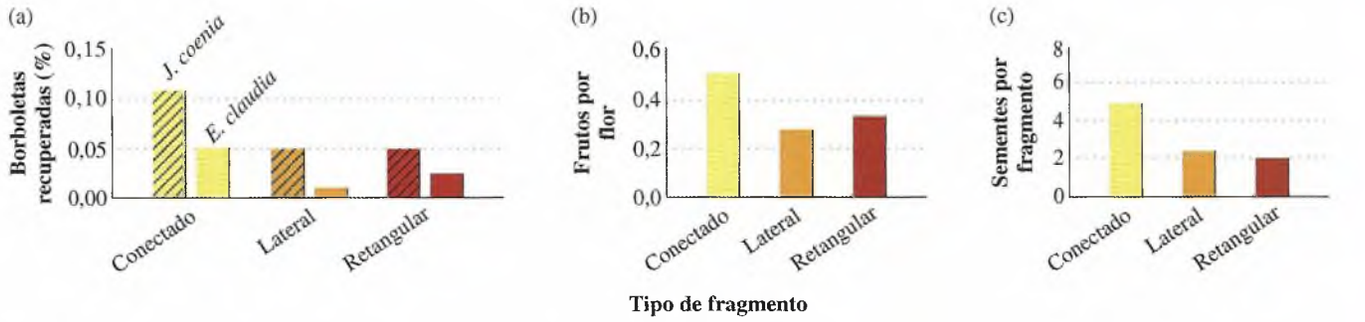


FIG. 10.23 Os insetos e as aves usam corredores para se moverem entre os fragmentos de *habitat*. Os resultados dos experimentos do Savannah River Ecology Laboratory mostraram movimentos mais frequentes entre fragmentos conectados. (a) Proporções de borboletas marcadas no fragmento central que foram recuperadas nos tipos diferentes de fragmentos periféricos. (b) Conjuntos de frutos do arbusto *Ilex* nos fragmentos periféricos. Os conjuntos de frutos indicam movimento de pólen por abelhas e outros insetos das plantas machos a partir do fragmento central. (c) Número de sementes dos arbustos *Ilex* e *Myrica* recuperados nas amostras de fezes das aves nos fragmentos periféricos. A recuperação das sementes indica o movimento daquelas sementes por aves das plantas no fragmento central. De J. J. Tewksbury et al., *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:12923–12926 (2002).

do fragmento central foram marcados com um pó fluorescente colorido. O pó então fluoresceu sob a luz violeta, indicando a presença das sementes dos frutos no fragmento central no material fecal.

Os resultados desses experimentos, alguns dos quais mostrados na Fig. 10.23, demonstraram que as borboletas, os insetos polinizadores e as aves, todos, fizeram uso dos corredores de *habitat*. Os fragmentos periféricos conectados receberam mais tráfego do fragmento central do que dos periféricos isolados. De fato, o movimento de frutos e sementes através dos corredores era tão frequente que o número de espécies de herbáceas e arbustos aumentou mais rápido nos fragmentos conectados.

A macroecologia explica os padrões de tamanho de abrangência e densidade populacional

Embora seja difícil compreender os fatores que constituem a distribuição de tamanhos da população de uma determinada espécie, os padrões revelados por grandes amostras de espécies podem proporcionar *insights* úteis. Analisar e interpretar esses padrões é o objetivo da disciplina emergente da **macroecologia**. Em 1984, James H. Brown, na Universidade do Novo México, sugeriu que a distribuição e o tamanho das populações de uma espécie refletem a distribuição das condições às quais os indivíduos daquela espécie foram bem adaptados. Se essas condições são comuns e abrangentes, então a população também o deveria ser. Além do mais, como vimos, uma espécie deve ser mais abundante no centro de sua distribuição, onde as condições são mais favoráveis. À medida que se afasta deste ponto, menos indivíduos podem ser sustentados por unidade de área, até o ponto no qual a população não pode mais ser sustentada pela reprodução local e pela imigração das áreas mais produtivas.

Tamanho de abrangência e densidade populacional

Brown usou os métodos da macroecologia para determinar que fatores explicam as diferenças nas densidades e distribuições de diferentes espécies. De acordo com essa visão, as espécies adaptadas a uma ampla variedade de recursos e condições têm mais probabilidade de serem mais abundantes no centro de suas distribuições do que as espécies mais especializadas. Além do mais, os organismos com adaptação mais ampla têm mais probabilidade de encontrar seus recursos preferidos distribuídos sobre uma área geográfica maior. Analogamente, Brown previu que a abrangência geográfica e a densidade populacional no centro da distribuição deveriam estar positivamente correlacionadas. Esta previsão pode ser testada estatisticamente numa amostra de espécies para as quais a abrangência geográfica e a densidade populacional já foram medidas. Um teste desses observou as populações de aves na América do Norte (Fig. 10.24), para as quais os dados são particularmente bons. Os resultados ilustram duas características das distribuições de espécies. Primeiro, a área ocupada por uma espécie e a sua densidade populacional máxima estão positivamente correlacionadas, como Brown previu. Contudo, os dados apresentam uma dispersão considerável em torno desta relação. Na amostra de aves da América do Norte, a

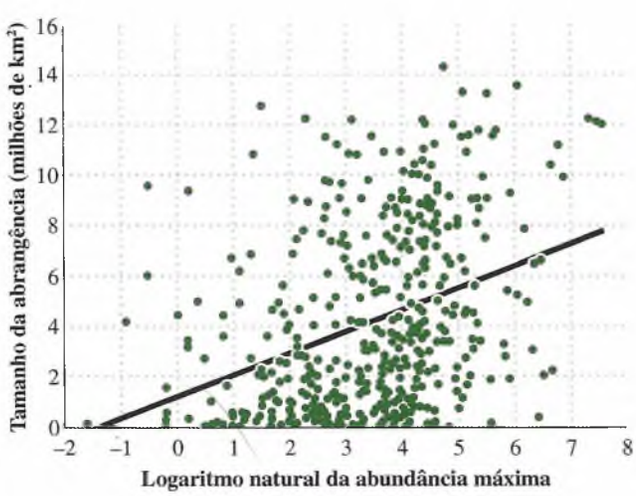


FIG. 10.24 A densidade populacional máxima e a abrangência geográfica estão geralmente correlacionadas positivamente. Entre as 457 espécies de aves norte-americanas amostradas, as espécies com as abrangências maiores tendem a ter abundâncias máximas maiores. Segundo B. McGill e C. Collins, *Evolutionary Ecology Research* 5:469–492 (2003).

densidade de população explica estatisticamente somente 13% da variação no tamanho da abrangência.

A fonte dessa variação é de considerável interesse para os ecólogos, porque deve resultar de uma relação especial de cada espécie com seu ambiente. Da perspectiva da hipótese de Brown, a variação nas distribuições subjacentes de recursos é também importante. Por exemplo, uma espécie de ave poderia se especializar em determinadas características de *habitats* produtivos ripariano. Tal espécie poderia povoar densamente as planícies dos rios, mas aparecer apenas raramente nas áreas circundantes. Embora os ecólogos tenham uma quantidade considerável de dados sobre as distribuições de abundância de espécies, eles têm muito menos informação sobre a distribuição dos fatores que limitam as populações.

Duas considerações adicionais nos ajudarão a compreender melhor esses padrões diferentes de distribuição e abundância entre as espécies. Primeiro, frequentemente não encontramos indivíduos de uma certa espécie em áreas de *habitat* aparentemente adequado, e observamos muitas vezes esses padrões de presença e ausência de espécies variarem ao longo do tempo. Naturalmente, a adequabilidade do *habitat* pode, ela própria, estar mudando, assim como o aumento e a diminuição das populações de presas, predadores e patógenos. Além disso, os nascimentos, as mortes e os movimentos dos indivíduos são, até um certo ponto, eventos aleatórios, que criam variações imprevisíveis nas populações. A dinâmica destes processos é considerada no próximo capítulo.

Segundo, muitos biólogos perceberam que mesmo espécies intimamente aparentadas podem ter abrangências muito diferentes. Por exemplo, a distribuição do cantador-de-Kirtland (*Dendroica kirtlandii*) está restrita a uma pequena área do centro de Michigan, onde a população só apresentava 1.500 casais em 2002. Em contrapartida, milhões de indivíduos da mariquita-de-asa-amarela (*Dendroica coronata*) se espalham por toda a América do Norte nas florestas boreais. Estas diferenças na distribuição não podem ser causadas por características de morfologia, fisiologia e comportamento, as quais as duas espécies compartilham por causa de sua relação evolutiva íntima. Em vez disso, refletem atributos especiais ou circunstâncias especiais que influenciaram cada uma das espécies diferentemente — possivelmente as distribuições históricas dos *habitats* que elas preferem ou suas relações com patógenos especializados.

Tamanho de corpo, distribuição e abundância

Voltando à questão dos padrões mais gerais, os macroecólogos têm dado uma grande atenção às relações entre uma alta densidade de população e o tamanho do corpo — perguntando-se, por exemplo, por que os ratos são mais abundantes do que os elefantes. De fato, o tamanho do corpo é um fator importante na determinação da densidade dos indivíduos numa população. Numa grande variedade de tamanhos — digamos, de bactérias ou diatomácias até girafas ou baleias — a densidade de população diminui com o tamanho do organismo, como mostrado para os mamíferos herbívoros na Fig. 10.25. Parte desta relação é simplesmente uma questão de tamanho em relação ao espaço. Um metro quadrado de solo abriga centenas de milhares de pequenos artrópodes; tantos elefantes simplesmente não caberiam. Contudo, mesmo se eles pudessem ser espremidos lá, um metro quadrado de solo não produziria bastante alimento para sustentar um grande número de elefantes. Os indivíduos maiores demandam mais alimentos e outros recursos do que os menores, e a densidade de uma população equilibra as

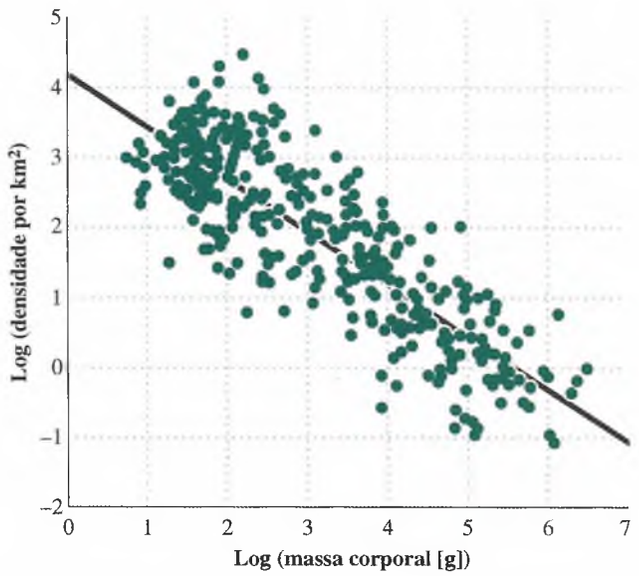


FIG. 10.25 A densidade populacional diminui com o aumento do tamanho do corpo. Numa grande amostra de mamíferos herbívoros, a densidade populacional diminui com a potência de −0,73 da massa corporal ao longo de um intervalo de quase mil vezes no tamanho do corpo. Segundo K. J. Gaston e T. M. Blackburn, *Pattern and Process in Macroecology* (Blackwell, Oxford, 2000); dados de J. Damuth, *Biol J. Linn. Soc.* 31:193–246 (1987).

demandas dos indivíduos com a capacidade do ambiente em sustentá-los.

As taxas metabólicas de organismos, e portanto suas demandas de alimento, aumentam com a massa do corpo, mas não na proporção direta da massa. Em vez disso, o aumento na demanda de alimento é igual ao aumento na massa elevado a uma potência menor do que 1, onde 1 representa a proporcionalidade. Em muitas análises, observa-se que esse expoente fica perto de 3/4 ou 2/3. Quando a demanda por alimento aumenta, por exemplo, com uma potência de 2/3 da massa corporal, um organismo dez vezes maior exigirá somente 4,6 vezes mais comida, e um 100 vezes maior exigirá somente 22 vezes mais comida.

É provável, mais do que uma coincidência, que a densidade populacional diminui com a massa do corpo, ao mesmo tempo em que a demanda de alimento aumenta. O consumo de alimento total de uma população por unidade de área é igual ao consumo médio por indivíduo multiplicado pela densidade de população local. Vamos usar o símbolo M para representar a massa do corpo. A potência de 3/4 da massa corporal é assim $M^{3/4}$. Se a demanda por alimento de indivíduo aumentar desta quantidade e a densidade de população diminuir pela mesma quantidade (veja a Fig. 10.25), então o consumo de alimento local pelas populações de organismos de diferentes tamanhos pode ser comparado pelo produto $M^{3/4} \times M^{-3/4} = 1$. Este resultado significa que as populações tendem a consumir a mesma quantidade de alimento por unidade de área, a despeito do tamanho dos indivíduos. Em outras palavras, os elefantes e os ratos teriam cerca da mesma demanda de alimento por hectare e, em consequência, teriam efeitos semelhantes na população e nos processos ecossistêmicos. Este princípio é denominado de **regra de equivalência energética**.

A relação entre as populações de consumidores e seus recursos tem sido particularmente bem documentada para os mamí-

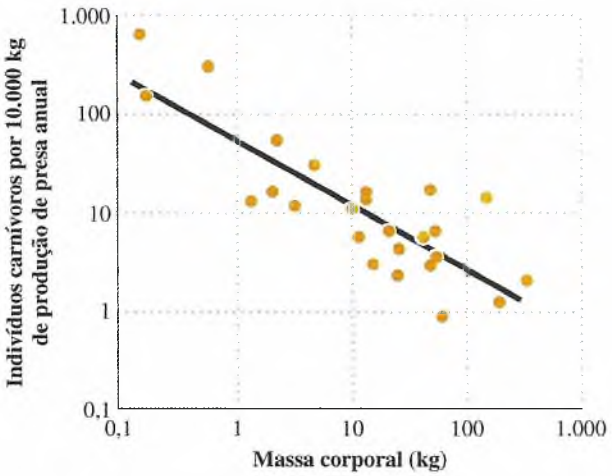


FIG. 10.26 A densidade populacional nos carnívoros está intimamente relacionada com o suprimento de alimento. O número de carnívoros relativo à produção da biomassa anual das populações de suas presas diminui em relação à demanda de alimentos dos carnívoros por unidade de massa corporal (potência de −2/3) em vez de sua massa corporal sozinha (potência de −1). Segundo C. Carbone e J. L. Gittleman, *Science* 295:2273–2276 (2002).

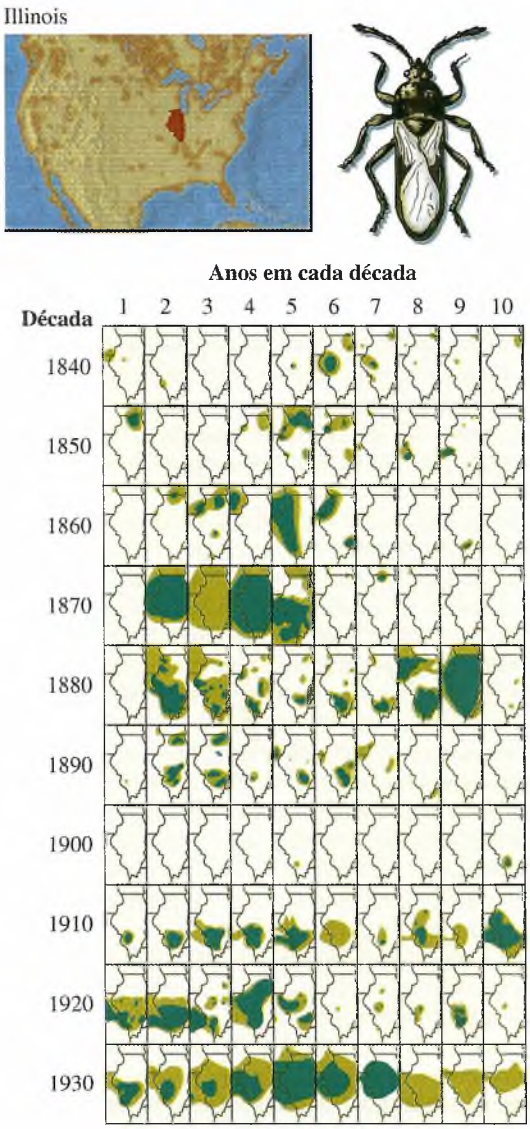


FIG. 10.27 A densidade populacional muda com o tempo e o espaço. A distribuição dos danos nas plantações causados pelos percevejos-das-gramíneas (*Blissus leucopterus*) no Illinois variou dramaticamente durante o período entre 1840 e 1939. Amarelo indica baixas densidades de percevejos e azul, altas densidades. De V. E. Shelford e W. P. Flint, *Ecology* 24:435–455 (1943).

feros da ordem Carnivora, cujas presas tipicamente incluem outros mamíferos. Os carnívoros variam em tamanho desde a pequenina doninha (*Mustela nivalis*, 0,14 kg) até o urso polar (*Ursus maritimus*, 310 kg). A densidade de carnívoros ao longo desse intervalo de tamanhos corporais diminui com a potência de −0,88 da massa, o que é mais rápido do que se esperaria com base nas demandas de alimento. A densidade de carnívoros por tonelada de presas diminui com cerca da potência de −1 da massa, indicando que a razão de massa de predador para massa de presa é consistente dentro do intervalo de tamanhos do predador. Quando a taxa reprodutiva mais lenta das presas maiores é levada em consideração, contudo, a regra de equivalência de energia funciona bem. Assim, em comparação com a taxa de produção de biomassa pelas populações de presas por unidade diária, a densidade de populações de carnívoros diminui com a potência de −0,66 da massa do corpo, que acompanha aproximadamente suas demandas de alimento (Fig. 10.26). Faz sentido que os suprimentos de alimento limitem as populações de carnívoros.

A variação nas populações ao longo do espaço e do tempo

Assim como as populações variam espacialmente, elas também variam no tempo. Nenhuma população tem uma estrutura estática; a percepção de uma população depende de onde e quando se olha para ela. A maior parte da teoria e dos trabalhos experimentais e empíricos sobre a dinâmica de população tem se focalizado em populações locais, tal que as complexidades da variação espacial não precisam ser levadas em conta. Contudo, não devemos esquecer que as populações variam simultaneamente no tempo e no espaço.

A variação na densidade da população ou no seu tamanho global em resposta às mudanças no clima, recursos, ou predadores e patógenos está frequentemente espelhada pelas mudanças na distribuição, particularmente nos pequenos organismos com duração de vida curta. Os registros de longo prazo da população do percevejo-das-gramíneas (*Blissus leucopterus*) no Illinois ilustram este ponto (Fig. 10.27). Como este inseto danifica plantações de cereais, o Office of State Entomologist e, mais tarde, o Illinois Natural History Survey perceberam a importância do monitoramento das populações do percevejo, as quais foram estimadas a partir dos relatórios do município sobre os danos das plantações. Estas estimativas foram calibradas por estudos locais da relação entre tamanho de população (determinado por contagem direta em pequenas áreas) e danos às plantações.

Considere os números envolvidos. Durante 1873, quando os insetos infestaram plantações na maior parte do estado, as estimativas estatísticas da população indicaram uma densidade média de 1.000 insetos por metro quadrado sobre uma área de

300.000 km^2, ou um total de 3×10^{14} pestes (300 trilhões, mais ou menos). Por outro lado, os fazendeiros relataram pequenos danos em 1870 e 1875. Estas flutuações de população estão reveladas na Fig. 10.27 nos altos e baixos das infestações ao longo do estado. Consideraremos o processo subjacente a estas mudanças no tamanho da população no próximo capítulo, e lá então daremos continuidade, para explicar o comportamento dinâmico das populações.

RESUMO

1. Uma população consiste em indivíduos de uma espécie numa dada área. Onde o *habitat* adequado está distribuído em fragmentos, as populações podem ser subdivididas num certo número de subpopulações.

2. A distribuição de uma população no espaço é a sua abrangência geográfica, que geralmente está limitada pela extensão de *habitat* adequado e por barreiras à dispersão. A abrangência das condições físicas nas quais uma espécie pode persistir é denominada de seu nicho fundamental. Neste espaço ecológico, a distribuição de uma espécie pode ser ainda mais limitada por predadores e competidores no seu nicho percebido.

3. As populações podem estar ausentes de *habitats* potencialmente adequados devido às barreiras à dispersão para impedir os indivíduos de colonizar estas áreas. Este fenômeno é chamado de limitação de dispersão.

4. Muitos animais móveis passam por migrações de longas distâncias atrás das áreas com condições adequadas à medida que o ambiente muda ao longo do tempo.

5. A modelagem de nicho ecológico pode ser usada para prever a distribuição real ou potencial de uma população. As variáveis climáticas nos locais onde uma espécie foi registrada são usadas para determinar o envelope ecológico da espécie: o intervalo de condições sob as quais a espécie pode persistir.

6. A dispersão descreve o espaçamento de indivíduos uns em relação aos outros numa população. Distribuições uniformemente espaçadas podem resultar de interações competitivas entre os indivíduos. Distribuições agrupadas podem resultar de tendências a formar grupos sociais, recursos agrupados ou proximidade espacial de parentes e filhotes.

7. Nos limites de sua distribuição, a densidade de uma população pode variar de acordo com as diferenças na qualidade de *habitat*.

8. Confrontados com a variação na qualidade de *habitat*, e assumindo uma liberdade para escolher onde viver, os indivíduos devem tender a se distribuir proporcionalmente aos recursos disponíveis, no que é conhecido como uma distribuição livre ideal. *Habitats* mais pobres são por fim ocupados porque populações densas reduzem a qualidade de *habitats* intrinsecamente superiores.

9. As distribuições livres ideais são raramente percebidas na natureza, e o sucesso reprodutivo é frequentemente mais alto em alguns *habitats* do que em outros. Os indivíduos tendem a se dispersar de populações que crescem em *habitats* de alta qualidade para populações que encolhem em *habitats* de baixa qualidade, dessa forma mantendo as populações naqueles *habitats*.

10. Três tipos de modelo — metapopulação, fonte–poço e paisagem — foram desenvolvidos para representar a complexidade espacial das populações em seus ambientes. Os modelos de metapopulação descrevem um conjunto de fragmentos entre os quais os indivíduos se movem através de uma matriz de *habitats* inadequados. Os modelos fonte–poço adicionam a variação na qualidade do *habitat*; os indivíduos se dispersam de populações-fonte em fragmentos de alta qualidade para populações-poço em fragmentos de baixa qualidade. Os modelos de paisagem consideram as diferenças na qualidade da matriz de *habitat*.

11. A dispersão mantém a integridade espacial das populações e tende a conectar a dinâmica das subpopulações. Os ecólogos caracterizam um movimento em populações pelas distâncias de dispersão de vida média dos indivíduos a partir de seus locais de nascimento. O tamanho de vizinhança é o número de indivíduos num círculo cujo raio é igual à média da distância de dispersão de vida. Os tamanhos de vizinhança são surpreendentemente semelhantes ao longo de uma variedade de espécies animais.

12. A macroecologia é dedicada a compreender os padrões nos tamanhos de abrangência geográfica e nas densidades e distribuição dos indivíduos dentro daquelas abrangências. Muito da variação no padrão macroecológico pode ser relacionado com a massa do corpo e as demandas de energia dos indivíduos.

13. Embora a macroecologia tenha identificado muitos padrões gerais, as espécies estão frequentemente ausentes do que parecem ser ambientes adequados, e espécies intimamente aparentadas, que presumivelmente têm demandas ecológicas semelhantes, frequentemente ocupam distribuições de extensões fantasticamente diferentes.

14. As populações normalmente flutuam fortemente no espaço e no tempo, muitas vezes em resultado de interações biológicas. Portanto, uma compreensão da dinâmica das populações é necessária para interpretar as distribuições de espécies.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença entre distribuição de população e estrutura populacional?

2. Por que o nicho percebido é considerado um subconjunto do nicho fundamental?

3. O sapo-boi americano é nativo do leste da América do Norte, mas, sendo transportado pelos humanos, agora prospera na América do Norte ocidental. O que isso sugere sobre a causa do limite da abrangência histórica do sapo-boi?

4. Como pode a modelagem de nicho ecológico ser usada para prever a dispersão de espécies introduzidas?

5. Que mecanismos poderiam causar distribuições uniformes de indivíduos em populações? Que mecanismos poderiam causar distribuições agrupadas?

6. Suponha que 100 vacas sejam colocadas para pastar em dois pastos diferentes. Se a grama for três vezes mais produtiva no pasto A do que no pasto B, quantas vacas estariam em cada pas-

to, se elas seguissem uma distribuição livre ideal? O que poderia impedir essa distribuição de vacas de acontecer?

7. Que realidade da natureza os modelos fonte–poço e os de paisagem incluem que os de metapopulação não?

8. Como a distância de dispersão de vida e o tamanho de vizinhança diferem para uma planta cujas sementes são carregadas pelo vento e uma cujas sementes são depositadas próximo da planta-mãe? Como poderiam estes mecanismos de dispersão de plantas influenciar suas estruturas populacionais?

9. Qual é a base para a hipótese de que as espécies com abrangências maiores deveriam apresentar abundâncias maiores no centro de suas abrangências em comparação com as espécies de abrangências menores?

10. Qual é a lógica subjacente à regra de equivalência de energia?

LEITURAS SUGERIDAS

Angert, A. L., and D. W. Schemske. 2005. The evolution of species' distributions: Reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. *Evolution* 59:222–235.

Block, B. A., et al. 2005. Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434:1121–1127.

Blondel, J., et al. 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285:1399–1402.

Broennimann, O., et al. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10:701–709.

Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Brown, J. H., et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.

Carbone, C., and J. L. Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295:2273–2276.

Damschen, E. I., et al. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313:1284–1286.

Damuth, J. 2007. A macroevolutionary explanation for energy equivalence in the scaling of body size and population density. *American Naturalist* 169:621–631.

Dias, P. C., and J. Blondel. 1996. Local specialization and maladaptation in the Mediterranean blue tit (*Parus caeruleus*). *Oecologia* 107:79–86.

Dunning, J. B., B. J. Danielson, and H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175.

Gaston, K. J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, Oxford.

Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Guisan, A., et al. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20:501–511.

Kirkpatrick, M., and N. H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150:1–23.

Laurance, W. F., et al. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117–1118.

Marquet, P. A., S. A. Naverrete, and J. C. Castilla. 1995. Body size, population density, and the Energetic Equivalency Rule. *Journal of Animal Ecology* 64:325–332.

McGill, B., and C. Collins. 2003. A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evolutionary Ecology Research* 5:469–492.

Milinski, M. 1979. An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51:36–40.

Morse, S. F., and S. K. Robinson. 1999. Nesting success of a Neotropical migrant in a multiple-use, forested landscape. *Conservation Biology* 13:327–337.

Neal, D. 2004. *Introduction to Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.

Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78:419–433.

Peterson, A. T., J. Soberón, and B. Sanchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–1267.

Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.

Seidler, T. G., and J. B. Plotkin. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4:2132–2137.

Tewksbury, J. J., et al. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:12923–12926.

Wiens, J. A., et al. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66:369–380.

Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519–539.

CAPÍTULO 11

Crescimento Populacional e Regulação

O tamanho da população humana passou da marca de 6 bilhões em 12 de outubro de 1999, até onde os demógrafos das Nações Unidas podem afirmar. Desde então, a população aumentou de mais de meio bilhão. Muito menos humanos existiam quando você nasceu, e havia apenas um quinto dessa quantidade em 1850. O crescimento da população humana durante os últimos 10.000 anos, desde o advento da agricultura, tem sido um dos mais significativos desenvolvimentos ecológicos na história da Terra. Ele se compara aos deslocamentos maciços causados pelas glaciações durante o último milhão de anos e às extinções globais causadas pelo impacto de um asteroide próximo ao que é hoje a península de Yucatán no México, há 65 milhões de anos.

Um dos aspectos mais marcantes do crescimento da população humana é que a sua taxa continua a crescer, mesmo com a aglomeração da população. As estimativas do tamanho da população humana em tempos antigos são pouco conhecidas, mas é provável que há um milhão de anos nossos ancestrais tenham atingido cerca de um milhão de indivíduos. O aumento foi lento até o desenvolvimento da agricultura, há cerca de 10.000 anos, em cuja época a população total deve ter atingido 3–5 milhões. À medida que as plantações se tornaram crescentemente presentes, o suprimento de alimento deixou de limitar a sobrevivência e a reprodução, e a taxa de crescimento disparou, levando ao desenvolvimento das primeiras grandes cidades. Pelo início do século 18, nossos números já tinham se multiplicado por cem desde a invenção da agricultura (Fig. 11.1), mesmo com os ocasionais reveses devidos a guerras, fome e doenças. Um aumento de cem vezes há aproximadamente 10.000 anos é equivalente a uma taxa de crescimento exponencial média de 2% por século. A Revolução Industrial, que começou por volta de 1700, proporcionou outro ímpeto ao crescimento humano, particularmente com os aprimoramentos na saúde pública e na medicina, e o crescente bem-estar material. Nos últimos 300 anos da industrialização, os humanos aumentaram em número de talvez 300 milhões para 6 bilhões, aproximadamente 20 vezes, ou uma taxa de crescimento exponencial média próxima de 100% por século (1% ao ano). A duplicação mais recente da população humana, de 3 para 6 bilhões, exigiu somente 40 anos (1,7% ao ano).

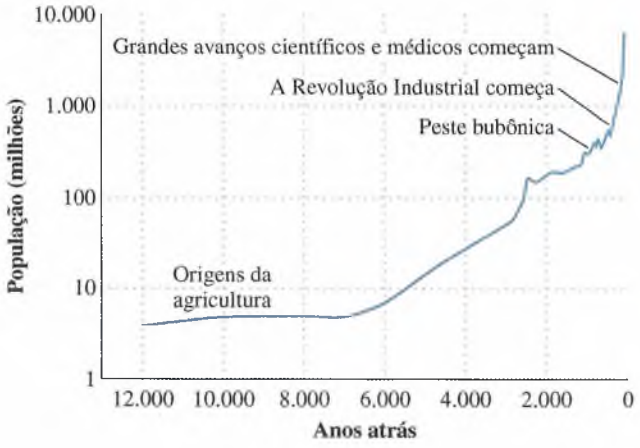


FIG. 11.1 A população humana aumentou rapidamente com o desenvolvimento da tecnologia. O crescimento da população humana aumentou com o desenvolvimento da agricultura, e acelerou rapidamente no início da Revolução Industrial. Grandes epidemias de doenças, como a peste bubônica, tiveram pouco efeito duradouro sobre o crescimento da população humana.

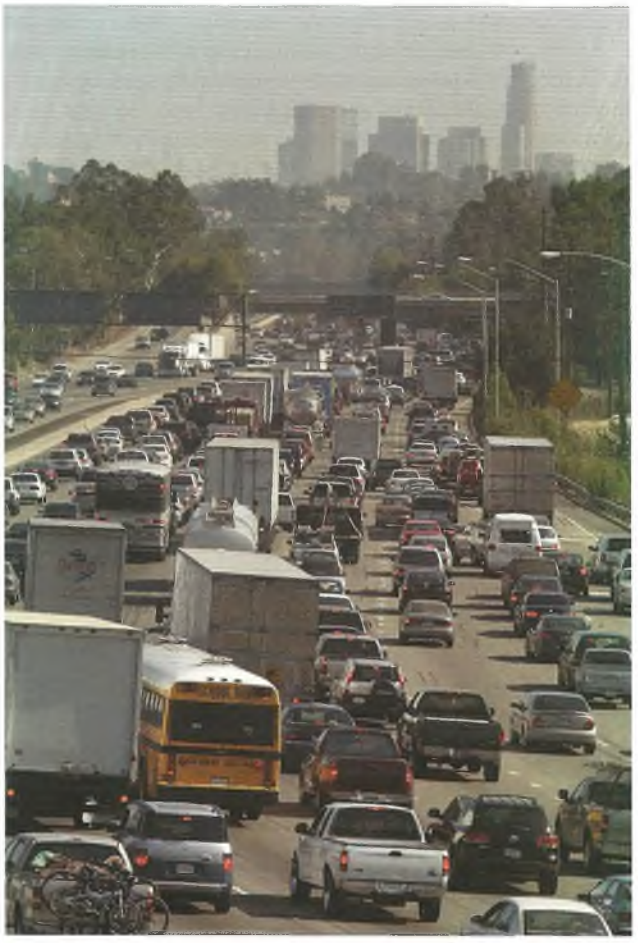


FIG. 11.2 As populações humanas tornaram-se muito grandes tanto nos países ricos quanto nos pobres. © Tom Uhlman/Alamy.

A Terra está se tornando um lugar muito aglomerado (Fig. 11.2). Muitos acreditam que a população humana há muito já excedeu a capacidade da Terra em sustentá-la, e que estamos deplecionando os recursos da Terra rapidamente. Como o planeta e seus habitantes, incluindo os humanos, vão tolerar estes efeitos no futuro, ninguém sabe. O que é certo é que um crescimento populacional humano continuado estressará ainda mais a biosfera e levará a uma degradação contínua de muitos ambientes naturais.

Quando, e a que nível, o crescimento populacional humano cessará? Prever o futuro é difícil, porque há muitas possibilidades desconhecidas, incluindo mudanças na tecnologia, surgimento de doenças epidêmicas nos humanos ou em suas plantações e criações, e mudanças na riqueza material, educação e cultura. No presente, a taxa de crescimento da população humana está decrescente, e algumas estimativas indicam que atingirá um platô de 9 ou 10 bilhões por volta de 2050.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As populações crescem por multiplicação e não por adição
- A estrutura etária influencia a taxa de crescimento populacional
- Uma tábua de vida resume o cronograma de idade específica de sobrevivência e fecundidade
- A taxa intrínseca de aumento pode ser estimada da tábua de vida
- O tamanho da população é regulado por fatores dependentes da densidade

Desde que a espécie humana começou a compreender o rápido aumento de seus números, o crescimento populacional humano tem sido causa de preocupação. Esta preocupação levou ao desenvolvimento de técnicas matemáticas para prever o crescimento das populações — um aspecto da disciplina da **demografia**, ou o estudo das populações — e a estudos intensos das populações naturais e de laboratório para compreendermos os mecanismos da regulação da população. As origens da moderna demografia podem ser rastreadas até o comerciante de roupas de Londres do século 17 John Graunt, que desenvolveu uma série de estatísticas populacionais, particularmente a probabilidade de morte em idades diferentes (que proporcionaram uma base para a indústria do seguro de vida) e a taxa de crescimento populacional humana. Olhando para o fim do século 18, o economista britânico Thomas Malthus calculou que a população humana em breve esgotaria seu suprimento de alimento, um *insight* que inspirou Charles Darwin a desenvolver a sua teoria da evolução pela seleção natural. Trabalhos subsequentes até os tempos atuais fornecem uma compreensão geral da dinâmica das populações. Neste capítulo, exploraremos a natureza do crescimento populacional e examinaremos os fatores que limitam o tamanho da população, mostrando como seus efeitos sobre as taxas de natalidade e de mortalidade mudam com o aumento da densidade populacional de tal forma a controlar o crescimento populacional.

As populações crescem por multiplicação e não por adição

Uma população cresce em proporção ao seu tamanho, assim como uma conta no banco ganha juros sobre o seu principal. Como o crescimento populacional depende da reprodução e morte dos indivíduos, os biólogos convenientemente descrevem a taxa de crescimento numa base por indivíduo, ou ***per capita***. Assim, uma população que cresce numa taxa *per capita* constante se expande cada vez mais rápido à medida que o número de indivíduos aumenta. Por exemplo, uma taxa anual de 10% de crescimento adiciona 10 indivíduos no ano 1 a uma população de 100 indivíduos, mas a mesma taxa de crescimento adiciona 100 indivíduos a uma população de 1.000. Deixada crescer nesta taxa, uma população rapidamente explodiria em direção a um número muito grande. Como Charles Darwin escreveu em *A Origem das Espécies*, "Não há exceção à regra de que cada ser orgânico naturalmente aumenta numa taxa tão alta que, se não destruído, a Terra rapidamente seria coberta pela progênie de um único casal". Para demonstrar seu ponto tão solidamente quanto possível, Darwin ofereceu um exemplo conservador:

> O elefante é reconhecido como o reprodutor mais lento de todos os animais conhecidos, e eu trabalhei duro para estimar sua taxa mínima provável de crescimento natural; será mais seguro assumir que ele começa a se reproduzir quando atinge 30 anos de idade, e segue se reproduzindo até os 90 anos, gerando cerca de seis filhotes neste intervalo, e sobrevivendo até cerca de 100 anos; se for assim, após um período entre 740 e 750 anos, haveria aproximadamente dezenove milhões de elefantes vivos, descendentes do primeiro casal.

Como os bebês elefantes crescem, amadurecem, e eles próprios têm bebês, a população de elefantes cresce por multiplicação. As estimativas de Darwin foram um pouco erradas porque ele não teve o benefício dos modernos métodos demográficos, mas a sua lógica estava correta.

O crescimento da população, para ser útil para comparações, deve ser expressado como uma taxa, tal como o número de novos indivíduos por unidade de tempo. Faria pouco sentido dizer que uma população cresceu de 10% e outra de 50% sem conhecer os intervalos sobre os quais estas mudanças ocorreram. O tempo, naturalmente, flui continuamente, e a mudança pode ocorrer em qualquer instante. Os biólogos podem usar uma abordagem de **tempo-contínuo** para modelar a forma pela qual as populações mudam instantaneamente. Eles normalmente acham mais conveniente, contudo, trabalhar com intervalos fixos de tempo — dias ou anos, por exemplo — que combinam os ciclos naturais das atividades nas populações com as formas pelas quais os ecólogos tiram amostras das populações. Este método é denominado de abordagem de **tempo-discreto**.

Para todos os propósitos práticos, a população humana cresce continuamente, porque os bebês nascem e são adicionados à população durante todo o ano, e como a população é tão grande, o intervalo entre um nascimento e o próximo, ou uma morte e a próxima, é muito pequeno. De fato, atualmente, a população humana global está crescendo cerca de 2,5 indivíduos por segundo. Tal crescimento contínuo é incomum em populações naturais, nas quais a reprodução está tipicamente restrita ao período do ano no qual os recursos são mais abundantes. Analogamente, muitas populações crescem durante uma estação reprodutiva, e então declinam no interregno até a próxima. Na população de codornas da Califórnia, por exemplo, o número de indivíduos dobra ou triplica a cada verão, à medida que os adultos produzem suas ninhadas, mas então declina mais ou menos pela mesma quantidade durante o outono, inverno e primavera (Fig. 11.3). A cada ano, a taxa de crescimento populacional segue estas mudanças sazonais num equilíbrio entre nascimentos e mortes. Se quisermos medir a taxa de crescimento populacional de longo prazo, não faria sentido comparar os números das codornas em agosto, recentemente aumentados pelos filhotes nascidos naquele ano, com os números de maio, após o inverno ter cobrado a sua cota. Deve-se contar os indivíduos na mesma época a cada ano, tal que todas as contagens estejam

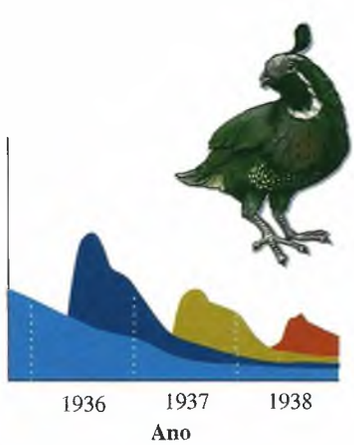


FIG. 11.3 As populações com estações reprodutivas discretas aumentam via crescimento geométrico. Na codorna-da-califórnia, o número de indivíduos aumenta durante a estação reprodutiva e então declina. Cada coorte de indivíduos nascidos ou eclodidos num determinado ano está colorida diferentemente. Segundo J. T. Emlen, Jr., *J. Wildl. Mgmt.* 4:2–99 (1940).

separadas pelo mesmo ciclo de nascimentos e mortes. Tal aumento (ou decréscimo) em intervalos discretos é denominado de **crescimento geométrico**.

Calculando taxas de crescimento populacional

A taxa de crescimento geométrico é mais convenientemente expressada como a razão do tamanho de uma população em um ano em relação ao tamanho do ano anterior (ou outro intervalo de tempo). Os demógrafos designaram o símbolo λ (a letra grega lambda minúscula) para esta relação, que expressa o fator pelo qual uma população muda de um intervalo para o próximo. Assim, se $N(t)$ for o tamanho de uma população no tempo t, então o seu tamanho ou intervalo de tempo depois seria

$$N(t + 1) = N(t)\lambda$$

Como não pode haver um número negativo de indivíduos, o valor de λ é sempre positivo.

Para mostrar como o crescimento geométrico procede, vamos supor que o presente é o tempo em que $t = 0$, no qual uma população tem $N(0)$ indivíduos. Após uma unidade de tempo, a população terá aumentado por um fator de λ, assim $N(1) = N(0)\lambda$. Durante o próximo intervalo de tempo, a população crescerá pelo mesmo fator, e assim $N(2) = N(1)\lambda$. Como $N(1) = N(0)\lambda$, podemos dizer que $N(2) = [N(0)\lambda]\lambda$, ou $N(0)\lambda^2$. Analogamente, $N(3) = N(0)\lambda^3$, e, mais genericamente,

$$N(t) = N(0)\lambda^t.$$

Por exemplo, quando uma população aumenta de 50% num intervalo de tempo — digamos, um ano — o número de indivíduos aumenta de um fator de 1,5 ($\lambda = 1{,}50$). Analogamente, uma população inicial de 100 indivíduos cresceria até $N(0)\lambda = 100 \times 1{,}50 = 150$ no fim do ano 1, $N(0)\lambda^2 = 225$ no fim de 2 anos, e $N(0)\lambda^{10} = 5.767$ no fim de 10 anos.

A mesma relação expressada em tempo contínuo é chamada de **crescimento exponencial**. Uma população que cresce continuamente aumenta de acordo com a equação

$$N(t) = N(0)e^{rt}$$

A variável r é a taxa de crescimento exponencial. A constante e é a base do logaritmo natural; seu o valor é de aproximadamente 2,72.

Note que a equação para crescimento exponencial é idêntica à equação para crescimento geométrico, exceto que e^r assume o lugar de λ. Assim, o crescimento exponencial e geométrico estão relacionados por

$$\lambda = e^r$$

e

$$\log_e \lambda = r$$

Devido a sua relação um para um, as equações de crescimento geométrico e exponencial descrevem os mesmos dados igualmente bem (Fig. 11.4). Além disso, os valores de λ e r se correspondem diretamente um ao outro, como resumido na seguinte tabela:

	Crescimento geométrico (λ)	Crescimento exponencial (r)
População decrescente	$0 < \lambda < 1$	$r < 0$
População constante	$\lambda = 1$	$r = 0$
População crescente	$\lambda > 1$	$r > 0$

GRÁFICOS INTERATIVOS Para avaliar os tutoriais interativos sobre crescimento geométrico e exponencial, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

Calculando as mudanças no tamanho da população

Quando uma população passa por um crescimento geométrico a uma taxa constante, o número de indivíduos adicionados ou removidos da população varia com o tamanho da população. A mudança no tamanho da população de um período de tempo para o próximo é denominada de ΔN, onde Δ é a letra grega delta

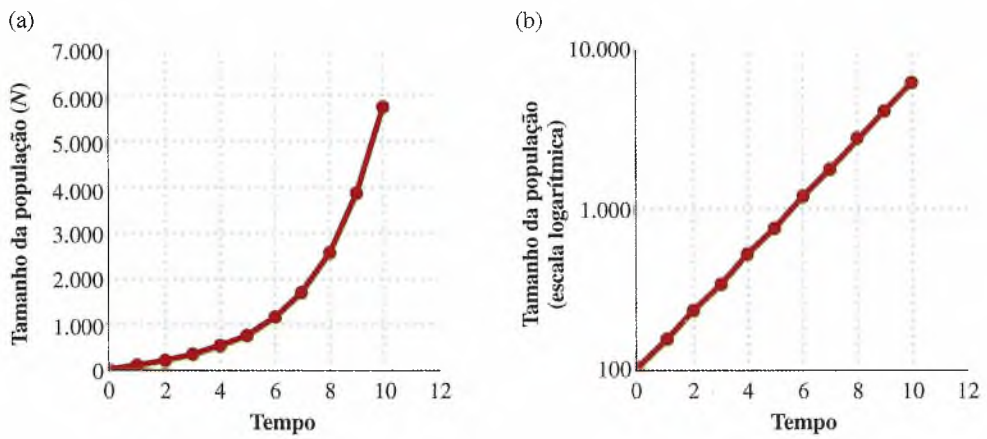


FIG. 11.4 As curvas de crescimento geométrico exponencial podem ser sobrepostas. As curvas em cada um destes diagramas têm taxas equivalentes de crescimento (geométrico: $\lambda = 1{,}5$; exponencial, $r = 0{,}47$). $N(0) = 100$ indivíduos. Em cada diagrama, a curva de crescimento exponencial está representada por uma linha contínua; os pontos através dos quais ela passa representam o crescimento geométrico. (a) Uma mudança no tamanho da população plotado em escala aritmética. (b) Uma mudança no tamanho da população plotado em escala logarítmica, na qual ambas as curvas de crescimento geométrico e exponencial formam uma linha reta.

maiúscula, significando neste contexto "uma mudança em". A mudança em um intervalo de tempo é a diferença entre o tamanho da população no início e no fim do intervalo; daí, $\Delta N = N(t + 1) - N(t)$, e assim $\Delta N = N(t)\lambda - N(t)$ e $\Delta N = (\lambda - 1)N(t)$. Como você pode ver da última expressão, quando λ excede 1, ΔN é positivo, e a população cresce; quando λ é menor do que 1, ΔN é negativo, e a população declina.

A mudança no tamanho da população é mais adequadamente expressada pelo crescimento exponencial. Neste caso, a mudança é instantânea, e a taxa na qual os indivíduos são adicionados ou removidos de uma população é a derivada da equação exponencial $N(t) = N(0)e^{rt}$, que é

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Esta equação é a inclinação[1] da curva ilustrada na Fig. 11.4a.

Há dois pontos importantes sobre esta equação. Primeiro, a taxa de crescimento exponencial (r) expressa o aumento na população (ou decréscimo), numa base *per capita*. Segundo, a taxa de aumento da população como um todo (dN/dt) varia na proporção direta do tamanho da população (N). Em palavras, a equação seria lida como

[a taxa de mudança no tamanho da população] = [a contribuição de cada indivíduo para o crescimento populacional] × [o número de indivíduos na população]

Há uma outra razão para expressar o crescimento populacional como uma equação exponencial. Enquanto a mudança no número absoluto dos indivíduos depende do tamanho da população, a mudança no logaritmo do tamanho da população é linear ao longo do tempo. Isto é, se plotarmos o logaritmo natural (ln) de N em função do tempo, obteremos uma linha reta, cuja inclinação é o valor de r. Podemos ver isto tirando o logaritmo da expressão para crescimento exponencial, $N(t) = N(0)e^{rt}$, que é $\ln[N(t)] = \ln[N(0)] + rt$. Como você pode ver, esta é a equação para uma reta com uma interseção em $t = 0$ de $\ln[N(0)]$ e uma inclinação de r (veja a Fig. 11.4b). As taxas de crescimento de populações diferentes, ou de uma única população ao longo do tempo, podem ser comparadas diretamente plotando-se o logaritmo do tamanho da população ao longo do tempo.

Calculando as taxas de crescimento populacional das taxas de natalidade e mortalidade

A contribuição individual para o crescimento populacional (r no caso do crescimento exponencial) é a diferença entre a taxa de natalidade (b) e a de mortalidade (d), calculada numa base *per capita*; assim, $r = b - d$. No caso do crescimento geométrico, a taxa de crescimento *per capita* correspondente por unidade de tempo (R) é a diferença entre as taxas de natalidade *per capita* (B) e de mortalidade (D) por unidade de tempo; assim, $R = B - D$, e $\lambda = 1 + R$. Se fôssemos considerar uma subpopulação que troca indivíduos com outras subpopulações da mesma espécie, como no modelo de metapopulação, teríamos que incluir os ganhos através da imigração (i) e as perdas através da emigração (e), assim, $r = b - d + i - e$. Durante o restante deste capítulo, contudo, tomaremos o curso mais simples de ignorar as trocas de indivíduos entre populações, deixando esta complicação para mais tarde.

As taxas de natalidade e mortalidade são médias para uma população, e não se aplicam aos indivíduos, exceto como probabilidades. Em outras palavras, uma determinada marmota morre somente uma vez, e assim ela não pode ter uma taxa de morte pessoal. Analogamente, os bebês são produzidos em grupos discretos separados por intervalos de tempo necessários para gestação e cuidado parental, não a taxas constantes tais como 0,05 filhote por dia. Mas quando os nascimentos e as mortes são mediados sobre uma população, fazem sentido como taxas de eventos demográficos na população. Se 1.000 indivíduos produzem 10.000 filhotes num ano, a média *per capita* da taxa de nascimento seria $B = 10$ por ano, e poderíamos assumir que uma população de 1 milhão produziria 10 milhões de filhotes — ainda 10 *per capita* — sob as mesmas condições. Inversamente, se somente metade das marmotas vivas no seu dia especial,[2] num determinado ano, sobrevivesse até 2 de fevereiro do próximo ano, a população teria uma taxa de mortalidade de 50%, ou 0,50 por indivíduo por ano, embora algumas das marmotas tivessem morrido "completamente" e outras "nem um pouco". $D = 0{,}50$ representa a probabilidade de que qualquer marmota tivesse morrido durante o período do primeiro ano.

No caso do crescimento geométrico, $\Delta N = B - D$, e assim $\lambda = 1 + B - D$. No caso do crescimento exponencial, $r = b - d$, e $dN/dt = (b - d)N$. A expressão exponencial é mais simples e tem sido amplamente adotada no desenvolvimento da teoria das populações.

A estrutura etária influencia a taxa de crescimento populacional

Quando as taxas de natalidade e mortalidade têm os mesmos valores para todos os membros de uma população, podemos estimar o tamanho futuro da população a partir do tamanho da população total (N) no tempo presente. Mas quando as taxas de natalidade e mortalidade variam com as idades dos indivíduos, as contribuições dos mais jovens e mais velhos para o crescimento da população devem ser calculadas separadamente. As proporções de indivíduos em cada classe etária constituem a **estrutura etária** da população. Se duas populações têm idênticas taxas de natalidade e mortalidade, mas diferentes estruturas etárias, elas crescerão a taxas diferentes, pelo menos por um certo tempo. Uma população composta inteiramente de adolescentes pré-reprodutivos e idosos pós-reprodutivos, por exemplo, não pode aumentar enquanto os jovens indivíduos não atingem a idade reprodutiva. Isto representa um caso extremo, mas variações menores na distribuição etária podem também influenciar profundamente as taxas de crescimento populacional.

Uma pequena conta de lápis e papel (ou planilha) demonstrará esses efeitos. Vamos começar com uma população hipotética de 100 indivíduos, com uma sobrevivência de idade e taxas de fecundidade específicas, e a distribuição etária mostrada na Tabela 11.1. Nesta população, todos os adultos se reproduzem durante uma única estação reprodutiva a cada ano, e alguns morrem

[1] N.T.: Coeficiente angular da reta.

[2] N.T.: *Groundhog day*, festa tradicional americana e canadense, comemorada no dia 2 de fevereiro, situada entre o solstício de inverno e o equinócio da primavera. Uma toca de marmota deve ser observada: se a marmota vir sua sombra e voltar para a toca, o inverno continuará rigoroso; se ela permanecer, acabará mais cedo.

TABELA 11.1 Tábua de vida para uma população hipotética de 100 indivíduos

Idade (x)	Sobrevivência (s_x)	Fecundidade (b_x)	Número de indivíduos (n_x)
0	0,5	0	20
1	0,8	1	10
2	0,5	3	40
3	0,0	2	30

entre aquela estação reprodutiva e a próxima. Todos os de 3 anos morrem após reproduzirem (sobrevivência na idade 3, $s_3 = 0{,}0$), tal que não há ninguém de 4 anos na população. Os indivíduos recém-nascidos têm uma fecundidade de zero (fecundidade na idade 0, $b_0 = 0$), como parece biologicamente razoável, e uma probabilidade de 50% de sobreviver até 1 ano. Contamos nossa população exatamente após a estação reprodutiva, e assim nossa contagem inclui os indivíduos recém-nascidos (n_0). Por outro lado, poderíamos ter contado os indivíduos exatamente antes da estação reprodutiva; os cálculos nesse caso seriam um pouco diferentes, mas os resultados seriam os mesmos.

Agora, vamos usar o cronograma de nascimentos e mortes na Tabela 11.1 para projetar nossa população hipotética no futuro (Tabela 11.2). O primeiro passo é calcular o número de indivíduos que sobrevivem de um ano para o próximo em cada grupo etário. Lembre-se de que ao nos movermos de um ano para o próximo, cada indivíduo se torna um ano mais velho. Você pode ver que os 20 indivíduos recém-nascidos no tempo 0 têm uma taxa de sobrevivência de 0,5 e se transformam em 10 indivíduos de 1 ano no ano seguinte; os 10 indivíduos de 1 ano têm uma taxa de sobrevivência de 0,8 e se transformam em 8 indivíduos de 2 anos no ano seguinte; e assim por diante.

Com o primeiro passo dado, agora sabemos o número de reprodutores em cada idade que produzirão os recém-nascidos do próximo ano. Com esta informação, podemos calcular o número total de indivíduos recém-nascidos como a soma do número de adultos reprodutores em cada classe etária multiplicado pela sua fecundidade. No exemplo da Tabela 11.2, no ano 1 ($t = 1$) o número total de recém-nascidos é 10×1 (1 ano) + 8×3 (2 anos) + 20×2 (3 anos) = 74. Agora vemos que a população total após 1 ano é o número de indivíduos sobreviventes (38) mais seus filhotes (74), ou um total de 112 indivíduos.

O mesmo exercício pode ser repetido a cada ano em direção ao futuro. Os resultados de uma tal projeção populacional são mostrados na Tabela 11.3, junto com o número total de indivíduos na população após cada estação reprodutiva. Com esta informação, podemos calcular a taxa de crescimento populacional para cada ano. Como estamos projetando o crescimento em in-

TABELA 11.2 Passos na projeção de uma população através de um período de tempo de sobrevivência e reprodução

Idade	(1) Censo da população logo após a reprodução ($t = 0$)	(2) Taxa de sobrevivência de indivíduos (s_x) (Tabela 11.1)	(3) Número de sobreviventes até a próxima estação reprodutiva (1) × (2)	(4) Número de filhotes por adulto (b_x) (Tabela 11.1)	(5) Número total de filhotes produzidos (3) × (4)	(6) Censo da população logo após a reprodução ($t = 1$) (3) e soma de (5)
0	20	0,5		0		74
1	10	0,8	10	1	10	10
2	40	0,5	8	3	24	8
3	30	0,0	20	2	40	20
4	0		0			0
Total	100		38		74	112

TABELA 11.3 Projeção da distribuição etária e tamanho total através do tempo para a população hipotética da Tabela 11.1

	Intervalo de tempo									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	%
n_0	20	74	69	132	175	274	399	599	889	63,4
n_1	10	10	37	34	61	87	137	199	299	21,3
n_2	40	8	8	30	28	53	70	110	160	11,4
n_3	30	20	4	4	15	14	26	35	55	3,9
N	100	112	118	200	279	428	632	943	1.403	100
λ		1,12	1,05	1,69	1,40	1,53	1,48	1,49	1,49	

Nota: Podemos designar a idade pelo símbolo x e o número de indivíduos em cada classe etária no tempo t como $n_x(t)$. A população foi projetada multiplicando seu número de indivíduos em cada classe etária pela sobrevivência para obter o número na próxima classe etária mais alta no próximo período de tempo: $n_x(t) = n_{x-1}(t-1)s_x$. Então o número de indivíduos em cada classe etária foi multiplicado por sua fecundidade para obter o número de recém-nascidos: $n_0(t) = \Sigma n_x(t)b_x$.

tervalo de tempo discreto, deveríamos calcular a taxa geométrica de crescimento populacional, que é a razão do tamanho da população após um ano para aquela do início do ano:

$$\lambda(t) = \frac{N(t+1)}{N(t)}$$

Nossa população hipotética inicialmente cresce erraticamente, com λ flutuando entre 1,05 e 1,69. Contudo, dado que as taxas de idade específica de sobrevivência e fecundidade permanecem constantes, a população por fim assume uma **distribuição etária estável**. Sob tais condições, cada classe etária numa população cresce ou declina na mesma taxa e, portanto, assim também o faz o tamanho total da população. Como você pode ver na Tabela 11.3, a taxa de crescimento populacional λ por fim se estabiliza num valor constante de 1,49. Naquele ponto, a população atingiu uma distribuição etária estável, o que significa dizer que as percentagens de indivíduos em cada classe etária também permanecem constantes (Fig. 11.5). A distribuição etária estável e a taxa de crescimento constante atingida por uma determinada população dependem das taxas de fecundidade de sobrevivência de idade específica de seus indivíduos. Qualquer mudança naquelas taxas altera a distribuição etária estável e resulta numa nova taxa de crescimento populacional.

O efeito da taxa de crescimento populacional sobre a estrutura etária aparece nas comparações entre populações estáveis e populações que crescem (Fig. 11.6). A população da Suécia em 2008 (Fig. 11.6a), por exemplo, vem se mantido estável por mui-

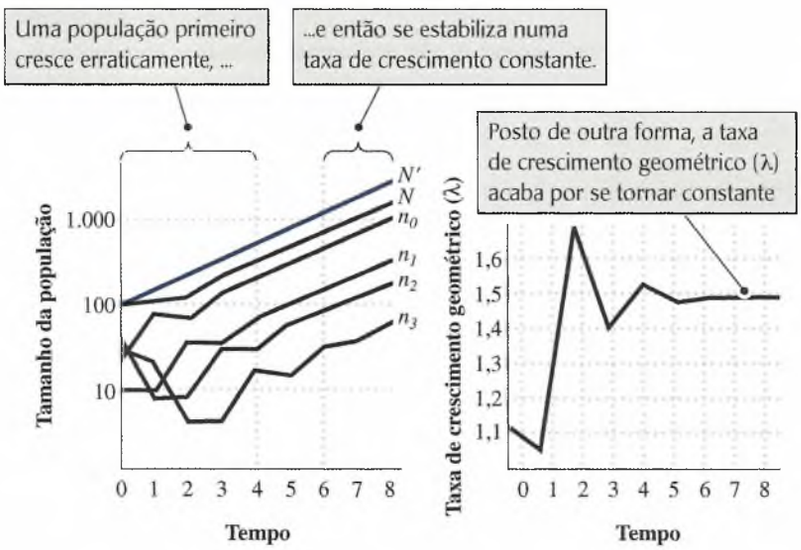


FIG. 11.5 Numa distribuição etária estável, cada classe etária cresce ao mesmo tempo. Observe que a taxa de crescimento da população como um todo também acaba por se estabilizar. Os dados usados para criar este gráfico foram tirados da Tabela 11.3. *N'* representa o crescimento de uma população de 100 indivíduos com uma distribuição etária estável no tempo 0.

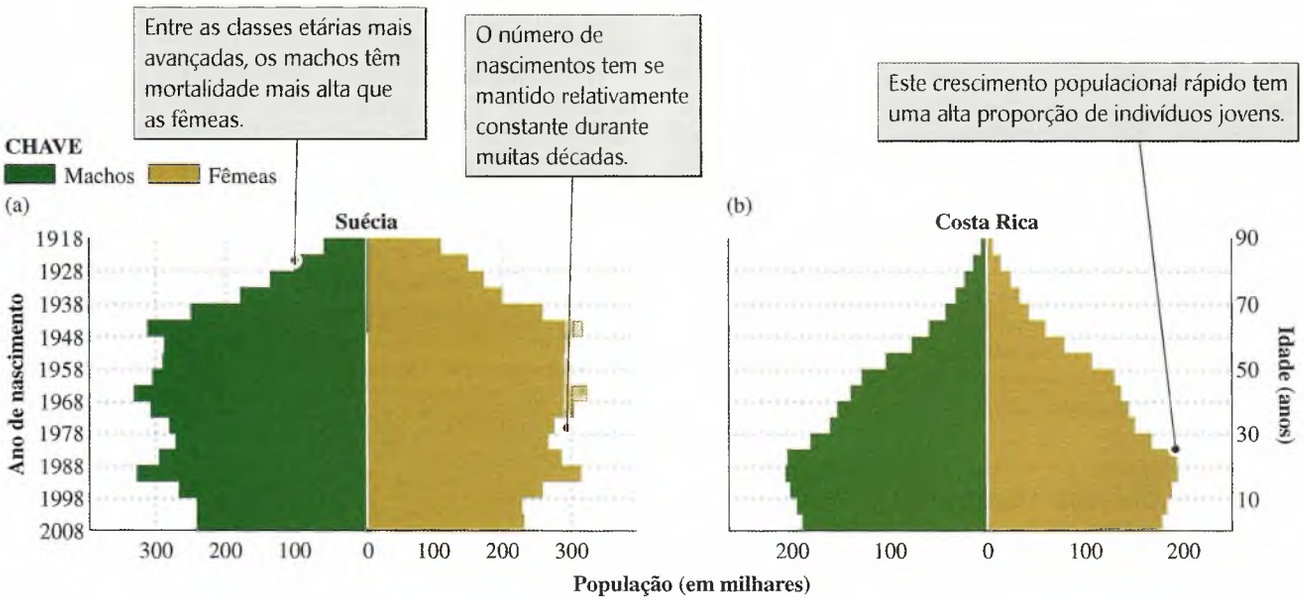


FIG. 11.6 As estruturas etárias das populações humanas refletem sua história de nascimento e taxas de sobrevivência. (a) Suécia, em 2008. Como esta população cresceu lentamente, ela está ponderada em direção às classes etárias mais avançadas. (b) Costa Rica, 2008. Um crescimento populacional rápido, causado por uma alta taxa de natalidade, resultou numa estrutura etária larga embaixo, mas as taxas de nascimento têm decaído desde 1990. Segundo o Escritório de Censo dos Estados Unidos, Base de Dados Internacional.

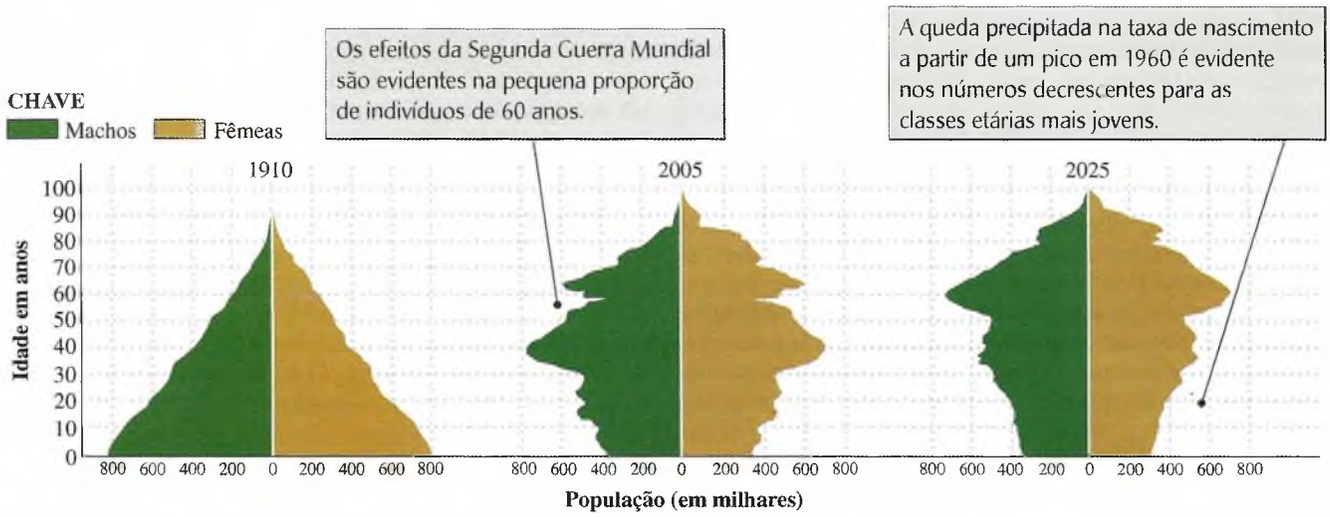


FIG. 11.7 As taxas de nascimento são declinantes em muitas populações humanas. A estrutura etária da população humana na Alemanha em 1910, em 2005 e projetada para 2025 mostra os efeitos da estabilização da população. Durante este período, a proporção de homens e mulheres aposentados cresceu dramaticamente, enquanto a proporção de crianças diminuiu. A população está diminuindo no momento presente. Segundo J. W. Vaupel e E. Loichinger, *Science* 312:1911–1913(2006).

tos anos, e a estrutura etária da população reflete primordialmente a sobrevivência da maioria dos indivíduos desde a infância até a idade madura. Assim, o achatamento da distribuição etária na parte de cima é resultado da sobrevivência rapidamente decrescente após a idade de 50 anos, particularmente entre os homens. Em contrapartida, o rápido crescimento da população da Costa Rica (Fig. 11.6b) resulta numa estrutura etária de base larga, com grandes proporções de indivíduos jovens. Uma regra geral é que as pirâmides de estrutura etária com bases largas refletem populações crescentes e pirâmides com bases estreitas refletem populações estáveis ou declinantes.

Em muitos países industrializados hoje, a proporção de indivíduos mais velhos é crescente, porque as taxas de natalidade declinantes estão reduzindo a taxa de crescimento populacional. Quando a estrutura etária da população alemã em 1910 é comparada com a de 2005, e com uma projeção para 2025 (Fig. 11.7), ela mostra uma notável transição demográfica para uma população declinante, com um pequeno número de crianças em idade escolar e uma proporção maior de indivíduos após a idade de aposentadoria.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 2 *As Taxas de Natalidade e Mortalidade Influenciam a Estrutura Etária da População e a Taxa de Crescimento.* Simule os efeitos das mudanças na fecundidade, sobrevivência e distribuição etária inicial dos indivíduos numa taxa de crescimento populacional e estrutura etária. Você encontrará este módulo no final do capítulo.

Uma tábua de vida resume o cronograma de idade específica de sobrevivência e fecundidade

As **tábuas de vida**, das quais a Tabela 11.1 é um exemplo, podem ser usadas para modelar a adição e a remoção de indivíduos numa população (na ausência de imigração e emigração). Como é difícil certificar a paternidade em muitas espécies, as tábuas de vida são normalmente baseadas nas fêmeas. Para algumas populações com razões sexuais altamente distorcidas, ou sistemas de acasalamento incomuns, isso pode criar problemas, mas na maioria dos casos uma tábua de vida com base nas fêmeas proporciona um modelo populacional trabalhável.

Como vimos na Tabela 11.1, a idade é designada numa tábua de vida pelo símbolo x, e o subscrito x indica variáveis de idade específica. Assim, n_x se refere ao número de indivíduos de idade x numa população. Quando a reprodução ocorre durante uma breve estação reprodutiva a cada ano, cada classe etária é composta de um grupo discreto de indivíduos nascidos aproximadamente ao mesmo tempo. Quando a reprodução é contínua, como o é na população humana, cada classe etária pode ser designada arbitrariamente como compreendendo os indivíduos entre as idades $x - 1/2$ e $x + 1/2$.

A **fecundidade** das fêmeas é também expressada em termos de filhotes de fêmeas produzidos por estação reprodutiva ou intervalo de idade e é designada por b_x (do inglês *births*). As tábuas de vida retratam a mortalidade de diversas formas. A medida fundamental da mortalidade é a probabilidade de **sobrevivência** (s_x) entre as idades x e $x + 1$. As probabilidades de sobrevivência em muitos intervalos de idade estão resumidas pela **sobrevivência total** até a idade x, designada por l_x (do inglês *living*), que é a probabilidade de que um indivíduo recém-nascido estará vivo na idade x.

Idealmente, uma tábua de vida teria estatísticas desde a idade 0. Contudo, é possível compilar uma tábua de vida da idade 0 somente para populações nas quais o destino de todos os indivíduos pode ser seguido desde o nascimento (idade = 0). Isto inclui populações de laboratório, naturalmente; populações isoladas em *habitats* insulares, onde a dispersão não é possível; e populações nas quais os organismos jovens podem ser marcados e seguidos onde quer que vão. Mais comumente, os organismos se dispersam amplamente antes da maturidade, e assim os biólogos não conseguem manter o rastro dos indivíduos jovens. Nestes casos, a realidade prática determina que a tábua de vida começa na idade da primeira reprodução, após a qual os movimentos são limitados.

TABELA 11.4 Tábua de vida do papa-moscas (*Ficedula hypoleuca*) na Suécia

Idade (anos)	Número de vivos	Sobrevivência total (l_x)	Taxa de sobrevivência (s_x)	Taxa de mortalidade (m_x)	Taxa de mortalidade exponencial (k_x)	Taxa de mortalidade (d_x)	$d_x \times$ idade	Expectativa de vida adicional (e_x)
1	777	1,000	0,502	0,498	0,689	0,498	0,498	0,977
2	390	0,502	0,523	0,477	0,648	0,239	0,479	0,946
3	204	0,263	0,490	0,510	0,713	0,134	0,402	0,809
4	100	0,129	0,420	0,580	0,868	0,075	0,299	0,650
5	42	0,054	0,452	0,548	0,793	0,030	0,148	0,548
6	19	0,024	0,158	0,842	1,846	0,021	0,124	0,211
7	3	0,004	0,333	0,667	1,099	0,003	0,018	0,333
8	1	0,001	0,000	1,000		0,001	0,010	0,000
9	0	0,000				0,000	0,000	

Fonte: H. Sternberg, *in* I. Newton (ed.), *Lifetime Reproduction in Birds*, Academic Press, London (1989), pp. 55–74 (Tabela 4.1).

A Tabela 11.4 descreve a demografia dos indivíduos fêmea do papa-moscas (*Ficedula hypoleuca*), num local de estudos na Suécia. Estas aves são atraídas para caixas de ninhos providas pelos investigadores, tal que eles possam ser marcados com anilhas de perna numeradas e seguidos individualmente. Os adultos são sedentários, fazendo ninho na mesma área por toda a sua vida, mas os jovens se dispersam muito durante o seu primeiro ano e não podem ser seguidos. Analogamente, a tábua de vida começa na idade $x = 1$. O número de indivíduos na coluna "Quantidade viva" é registrado no campo, mas os números em todas as outras colunas podem ser calculados a partir daquela única coluna. A taxa de sobrevivência (s_x), por exemplo, é calculada como o número de indivíduos vivos na idade $x + 1$ dividido pelo número vivo na idade x; assim, $s_x = n_{x+1}/n_x$.

A sobrevivência total (l_x) é a probabilidade de que um indivíduo recém-nascido estará vivo na idade x. Mas podemos também usar uma idade maior do que 0 como ponto de partida para o cálculo de l_x. Por exemplo, na Tabela 11.4, todos os indivíduos rastreados estão vivos na idade 1, tal que $l_1 = 1$. A proporção destes indivíduos vivos na idade 2 é a probabilidade de sobreviver da idade 1 até a idade 2; assim, $l_2 = l_1 s_1$. Analogamente, $l_3 = l_2 s_2$, ou $l_3 = l_1 s_1 s_2$, e, por extensão, $l_x = l_1 s_1 s_2 s_3 ... s_{x-1}$. E como $l_1 = 1$, ele pode ser retirado da expressão. Para uma tábua de vida que começa com indivíduos recém-nascidos na idade 0, $l_0 = 1$. Subsequentemente, a proporção $l_1 = s_0$ de recém-nascidos da idade 0 sobrevive até a idade 1, a proporção $l_2 = s_0 s_1$ sobrevive até a idade 2 e, por extensão, $l_x = s_0 s_1 s_2 ... s_{x+1}$.

A sobrevivência total é a variável mais importante na tábua de vida para calcular a taxa de crescimento de uma população com uma estrutura etária estável. Contudo, os demógrafos usam diversas outras variáveis, que podem todas ser derivadas uma da outra, para descrever a vida e a morte numa população de diferentes formas (Tabela 11.5). Por exemplo, a taxa de mortalidade (d_x) descreve a proporção da população que perece em cada intervalo de tempo, e assim a distribuição das idades na morte. As taxas de mortalidade para cada classe etária devem somar 1, porque a morte é o destino de todos os indivíduos. A taxa de mortalidade (m_x) descreve a probabilidade de morte para os indivíduos que estão vivos naquela idade, o que pode variar de 0 até 1. A taxa de mortalidade exponencial (k_x) expressa a mesma probabilidade como uma taxa espontânea, em cujo caso seu valor pode exceder 1.

Para um indivíduo de idade x, o número de anos adicionais que ele pode esperar viver é a expectativa de vida adicional (e_x), que depende da probabilidade de sobrevivência através de cada intervalo de idade subsequente. A expectativa de vida adicional mede a probabilidade de que um determinado indivíduo venha a ser membro da população no futuro. Se a taxa de sobrevivência (s_x) fosse a mesma para todos os adultos a despeito da idade, então cada indivíduo teria a mesma expectativa de vida *adicio-*

TABELA 11.5 Resumo das variáveis da tábua de vida

Símbolo	Descrição
l_x	Sobrevivência de indivíduos recém-nascidos até a idade x, frequentemente conhecida como sobrevivência total; $l_x = n_x$ dividido por n_0 ou algum outro número inicial de indivíduos.
d_x	Taxa de mortalidade; proporção de indivíduos que morrem durante o intervalo de x para $x + 1$; isto é, $d_x = l_x - l_{x+1}$.
m_x	Taxa de mortalidade; proporção de indivíduos na idade x que morrem na idade $x + 1$; $m_x = d_x/l_x$.
s_x	Taxa de sobrevivência; proporção de indivíduos da idade x que sobrevivem até a idade $x + 1$; $s_x = 1 - m_x$ e $s_x = l_{x+1}/l_x$.
k_x	Taxa de mortalidade exponencial entre a idade x e $x + 1$, $k_x = -\log_e s_x$.
e_x	Expectativa de vida adicional de indivíduos na idade x; isto é, o número médio ponderado de intervalos de tempo que os indivíduos vivos na idade x sobreviverão. Isto é calculado pela expressão $$e_x = \frac{1}{l_x}\sum_{i=x}^{\infty}(i-x)(l_i - l_{i+1}) = \left[\frac{1}{l_x}\sum_{i=x}^{\infty} i(l_i - l_{i+1})\right] - x$$

nal, mesmo que o número de indivíduos na população diminuísse continuamente com a idade; por exemplo, os indivíduos de 2 e 3 anos teriam a mesma expectativa de vida de 3 anos. Na maioria das populações, contudo, a taxa de sobrevivência diminui com a idade devido à senescência, tal que a expectativa de vida adicional se torna mais curta nos indivíduos mais velhos; em outras palavras, a probabilidade de morrer aumenta. Na tábua de vida do papa-moscas, a taxa de sobrevivência dos adultos jovens é de cerca de 50% ao ano, mas diminui entre as classes etárias mais velhas. Pode-se ver também que a expectativa de vida adicional é de cerca de 1 ano para adultos jovens, mas então decresce, em média, para 0,65 ano na idade de 4 e 0,21 ano na idade de 6. Em outras populações, a expectativa de vida adicional pode ser baixa quando as taxas de sobrevivência dos jovens são baixas, mas então aumentam à medida que os indivíduos crescem e amadurecem.

Dois tipos de tábua de vida

As tábuas de vida podem ser construídas de dois modos. O primeiro é construir uma **tábua de vida de coorte** (ou dinâmica), que segue o destino de um grupo de indivíduos nascidos num mesmo momento desde o nascimento até a morte do último deles. Este método é prontamente aplicado às populações de plantas e animais sésseis, nos quais os indivíduos marcados podem ser continuamente rastreados ao longo de suas vidas. Ele funciona bem enquanto os indivíduos não viverem tempo demais ou não forem muito móveis, de forma a poderem ser rastreados facilmente. Uma outra desvantagem do método de coorte é que o tempo e a idade são confundidos, tal que é difícil desacoplar os efeitos da idade dos efeitos das condições em determinados anos. Suponha, por exemplo, que você comece um estudo de tábua de vida de coorte durante um ano úmido, que é seguido por um período de precipitação declinante e finalmente seca. Você poderia concluir que a sobrevivência e a fecundidade decrescem ao longo do tempo, mas este declínio refletiria a idade ou as condições ambientais específicas durante o estudo?

Uma **tábua de vida estática** (ou específica de tempo) contorna este problema ao considerar a sobrevivência e a fecundidade dos indivíduos de idade conhecida durante um único intervalo de tempo, e assim sob as mesmas condições. Naturalmente, para aplicar essa técnica, é necessário conhecer as idades dos indivíduos (o que pode ser estimado por anéis de crescimento, desgaste dos dentes, ou algum outro índice confiável). Contudo, as previsões feitas de uma tábua de vida estática são precisas somente sob as condições experimentadas por uma população num certo tempo. Num ambiente variável, uma única tábua de vida estática poderia nos confundir acerca do crescimento de longo prazo de uma população. Assim, a melhor abordagem, sempre que possível, é construir tábuas de vida estáticas para diversos períodos de tempo, de forma a separar as contribuições da idade e as das condições ambientais para a sobrevivência e taxas de reprodução. Os dois exemplos seguintes ilustram algumas das dificuldades de se construir tábuas de vida para populações naturais.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Construindo tábuas de vida para populações naturais. Dedicados ecólogos de campo vêm seguindo espécimes marcados de muitas espécies em seus ambientes naturais para compreender a dinâmica de suas populações. Um dos exemplos mais refinados de um tal trabalho é o de Peter e Rosemary Grant, da Universidade de Princeton, que vêm estudando diversas espécies de tentilhões do gênero *Geospiza* na ilha de Daphne Major, no arquipélago dos Galápagos. Esta pequena ilha (40 hectares), desabitada, situa-se exatamente no equador, a cerca de 1.000 km a oeste da costa do Equador.[3] Os Grants foram capazes de capturar todas as aves da ilha e marcá-las com anilhas de perna de plástico colorido. Além disso, como Daphne é muito isolada, poucas aves deixam a ilha ou chegam nela de qualquer lugar.

Os Grants seguiram as populações de tentilhões em Daphne por cerca de 15 anos e foram capazes de construir tábuas de vida de coorte para muitas das aves nascidas no início do estudo. Os destinos de 210 tentilhões-de-cactos (*Geospiza scandens*) emplumados[4] em 1978 são mostrados na Fig. 11.8. Note como

[3]N.T.: Não confundir o país Equador, com inicial maiúscula, com o equador, a linha que divide os hemisférios, com inicial minúscula.

[4]N.T.: Diz-se das aves que chegam ao ponto de poder alçar voo e alimentar-se por conta própria.

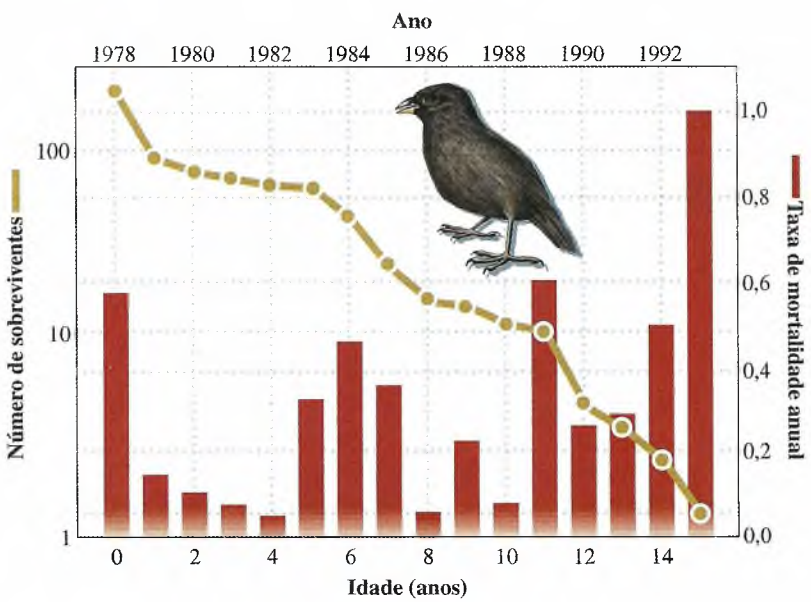


FIG. 11.8 As taxas de sobrevivência podem variar de ano para ano. A coorte dos tentilhões-de-cactos emplumados em Daphne Major em 1978 mostra uma alta variação nas taxas de sobrevivência. A mortalidade das aves imaturas durante o primeiro ano é alta. As taxas de mortalidade adultas geralmente aumentam com a idade, mas também variam com os padrões climáticos. Dados de P. R. Grant e B. R. Grant, *Ecology* 73:766–784 (1992).

FIG. 11.9 As tábuas de vida estáticas exigem um meio de estimar as idades dos organismos. O tamanho dos chifres do carneiro-da-montanha Dall, que crescem continuamente durante a vida do animal, proporcionam uma boa estimativa da idade do indivíduo. Steven Kaslowski/Nature Picture Library.

TABELA 11.6 Tábua de vida para o carneiro-da-montanha Dall construída das idades na morte de 608 carneiros do Parque Nacional de Denali

Intervalo de idade	Número que morre durante o intervalo da idade	Número sobrevivente no início do intervalo da idade	Número sobrevivente como uma fração dos recém-nascidos (l_x)	Taxa de sobrevivência (s_x)	Expectativa de vida adicional (e_x)
0–1	121	608	1,000	0,801	6,57
1–2	7	487	0,801	0,986	7,20
2–3	8	480	0,789	0,983	6,31
3–4	7	472	0,776	0,985	5,42
4–5	18	465	0,765	0,961	4,50
5–6	28	447	0,735	0,937	3,68
6–7	29	419	0,689	0,931	2,92
7–8	42	390	0,641	0,892	2,14
8–9	80	348	0,572	0,770	1,40
9–10	114	268	0,441	0,575	0,82
10–11	95	154	0,253	0,383	0,42
11–12	55	59	0,097	0,068	0,10
12–13	2	4	0,007	0,500	0,50
13–14	2	2	0,003	0,000	0,00
14–15	0	0	0,000		
Total	608				

Fonte: Baseada nos dados de O. Murie, *The Wolves of Mt. McKinley*, U.S. Department of the Interior, National Park Service, Fauna Series No. 5, Washington, D.C. (1944); citado por E. S. Deevey, Jr., *Quarterly Review of Biology* 22:283–314 (1947).

estes tentilhões vivem tão mais do que o papa-moscas, indubitavelmente devido à ausência de predadores e do clima de inverno. Como em muitas espécies, a mortalidade é alta (57%) durante o primeiro ano de vida. Ela diminui no segundo ano e torna-se bastante variável aos 10 anos de idade, antes de aumentar novamente nas aves mais velhas. A variação na sobrevivência de ano para ano reflete as oscilações na precipitação na ilha, relacionadas com os padrões climáticos do El Niño e La Niña (veja o Capítulo 6). Os anos de El Niño são úmidos, e a vegetação cresce luxuriantemente, produzindo alimentos abundantes para os tentilhões e resultando numa alta sobrevivência. Os anos de La Niña trazem períodos de seca e escassez de alimentos.

Os dados do tentilhão-de-cacto realçam uma desvantagem das tábuas de vida de coorte: a variação na sobrevivência com a idade pode ser obscurecida pela variação no ambiente. Na Fig. 11.8, por exemplo, o aumento na mortalidade no fim da vida de fato reflete a senescência, ou poderia resultar de uma seca prolongada? As tábuas de vida estáticas podem evitar este problema, porque a sobrevivência de todas as classes etárias é considerada sob as mesmas condições.

Num outro estudo demográfico clássico, o mastozoólogo Olaus Murie usou a distribuição das idades na morte para construir uma tábua de vida estática para o carneiro-da-montanha Dall (*Ovis dalli*), em Denali (então chamado Monte McKinley), Parque Na-

cional, Alasca, durante os anos 1930. O tamanho dos chifres, que crescem continuamente durante a vida de um carneiro-da-montanha (Fig. 11.9), proporcionou uma estimativa da idade na morte. Dos 608 esqueletos que Murie recuperou, ele julgou 121 como tendo menos de 1 ano de idade na morte, 7 entre 1 e 2 anos, 8 entre 2 e 3 anos, e assim por diante, como mostrado na Tabela 11.6.

Murie construiu a tábua de vida usando o seguinte raciocínio: todos os 608 carneiros mortos deveriam estar vivos no nascimento; todos, exceto os 121 que morreram no primeiro ano, deveriam estar vivos na idade de 1 ano (608 − 121 = 487), todos menos 128 (os 121 morrendo no primeiro ano e 7 no segundo) deveriam estar vivos no fim do segundo ano (608 − 128 = 480), e assim por diante, até que os dois carneiros mais velhos morreram durante o seu décimo quarto ano. A sobrevivência total (l_x) foi calculada convertendo-se o número de carneiros vivos no início de cada intervalo de idade a uma fração decimal daqueles vivos no nascimento. Assim, por exemplo, os 390 carneiros vivos no início do décimo sétimo ano é uma fração decimal de 0,640 (ou 64,0%) de 608. Procedendo desta forma, Murie foi capaz de construir uma tábua de vida para uma população de organismos de vida longa num intervalo de tempo relativamente curto. Tal tábua de vida estática proporciona aos investigadores determinar como as mudanças no ambiente afetam os processos populacionais.

As formas das curvas de sobrevivência total

Os demógrafos reconhecem que quando os dados de sobrevivência total são plotados num gráfico, as curvas resultantes assumem três formas básicas (Fig. 11.10):

- Uma curva de sobrevivência total Tipo II é o resultado de uma taxa de sobrevivência ou de mortalidade (m) constante com a idade. Assim, a sobrevivência total declina exponencialmente com a idade, de acordo com $l_x = e^{-mx}$. Plotada numa escala logarítmica, $\ln(l_x) = -mx$, e portanto diminui linearmente com a idade, com uma inclinação m.
- Uma curva de sobrevivência total Tipo I é resultado de uma taxa de sobrevivência inicial alta, que então cai abruptamente com a idade à medida que a taxa de mortalidade de idade específica aumenta. As curvas do Tipo I caracterizam populações como a população humana, na qual a mortalidade é baixa no início da vida e então aumenta rapidamente no fim da vida.
- Uma curva de sobrevivência total Tipo III resulta de uma alta mortalidade no início da vida. Uma curva do Tipo III tipifica as espécies como os pequenos invertebrados, plantas e muitos peixes e anfíbios, nas quais os indivíduos jovens são extremamente vulneráveis a predação e outros fatores de risco, aos quais escapam à medida que se tornam maiores e mais maduros.

Na realidade, a maioria das populações têm curvas de sobrevivência total que combinam com as características das curvas do Tipo I e Tipo III, ambas com uma vulnerabilidade precoce e senescência mais tarde, e com a taxa de sobrevivência atingindo o seu ponto mais alto no início da idade adulta. Você pode ver estas características na tábua de vida do carneiro-de-montanha Dall, na qual a mortalidade durante o primeiro ano de vida é muito alta (20%) a despeito do intenso cuidado parental, cai para 1%–2% entre as idades de 1 e 4, e então gradualmente aumenta para cerca de 50% por volta dos 10 anos.

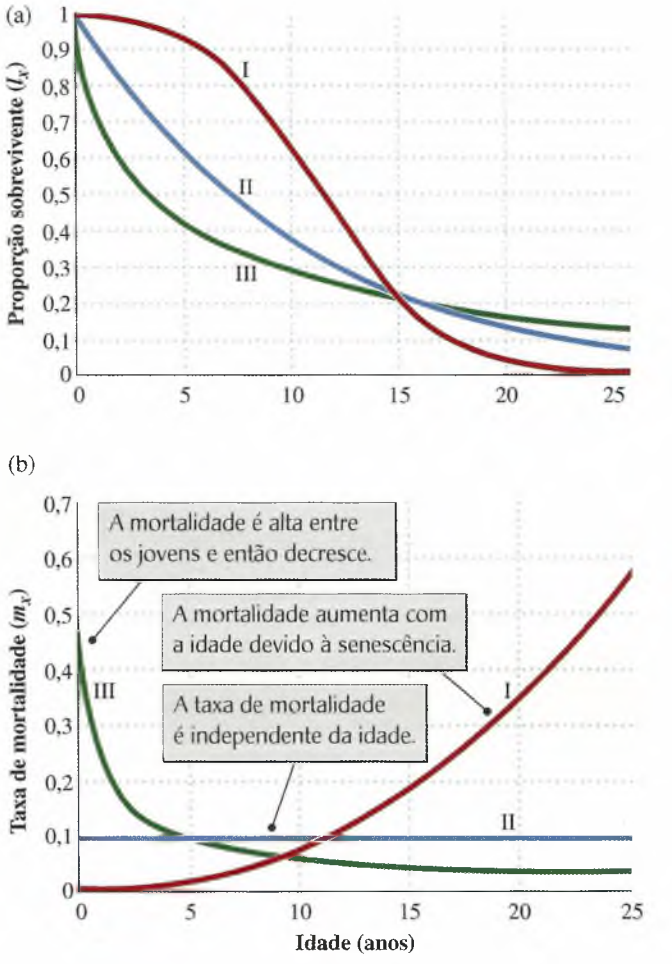


FIG. 11.10 As curvas de sobrevivência Tipo I, II e III retratam as taxas de mortalidade declinante, constante e crescente com a idade. Os painéis mostram (a) a sobrevivência total (l_x) e (b) a taxa de mortalidade (m_x) para cada tipo de curva. A curva do Tipo II representa um declínio exponencial no número de sobreviventes e apareceria como uma relação linear entre o logaritmo de sobreviventes e a idade.

A taxa intrínseca de aumento pode ser estimada da tábua de vida

A **taxa intrínseca de aumento** de uma população, indicada por λ_m ou r_m (normalmente chamada de parâmetro malthusiano, em homenagem a Thomas Malthus), é a taxa de crescimento exponencial ou geométrica (λ ou r) assumida por uma população com uma distribuição etária estável. Na prática, as populações raramente atingem distribuições etárias estáveis, e portanto raramente crescem em suas taxas intrínsecas de crescimento. Em vez disso, a estrutura etária de uma população continuamente se reajusta às mudanças nas condições ambientais que alteram o cronograma das taxas de natalidade e mortalidade na tábua de vida. Assim, a taxa de crescimento real de uma população depende tanto das condições passadas, que determinam sua estrutura etária, como dos valores correntes da tábua de vida. Portanto, a taxa intrínseca de aumento mostra como uma população cresceria se as condições ambientais permanecessem constantes. Num mundo mutante, λ_m ou r_m não podem prever o crescimento populacional de longo prazo com precisão.

TABELA 11.7 A expansão dos valores da tábua de vida usados para calcular a taxa exponencial de aumento para a população hipotética na Tabela 11.1

x	s_x	l_x	b_x	l_xb_x	xl_xb_x
0	0,5	1,0	0	0,0	0,0
1	0,8	0,5	1	0,5	0,5
2	0,5	0,4	3	1,2	2,4
3	0,0	0,2	2	0,4	1,2
Taxa reprodutiva líquida (R_0)				2,1	
Número esperado de nascimentos ponderado pela idade					4,1

Fonte: As somas das colunas l_xb_x (taxa reprodutiva líquida) e da coluna xl_xb_x são usadas para estimar r_a como descrito no texto.

Cada tábua de vida compilada sob um particular conjunto de condições ambientais tem uma taxa intrínseca de aumento. Calcular aquela taxa intrínseca de aumento exige dados de sobrevivência e fecundidade em cada classe etária, incluindo os indivíduos recém-nascidos, que contribuirão para as populações futuras. Para encontrar o valor exato de λ_m ou r_m, deve-se resolver uma equação complicada. Contudo, λ_m e r_m podem ser aproximadas por uma fórmula simples baseada nos valores da tábua de vida, que produz os valores λ_a e r_a (a letra "a" indica aproximação). Antes que possamos calcular quaisquer destes valores, devemos adicionar umas poucas colunas à nossa tábua de vida hipotética na Tabela 11.1 (Tabela 11.7). Uma destas colunas é o produto de l_x e b_x, que representa um número esperado de filhotes que um indivíduo recém-nascido produzirá na idade x. Uma outra é o produto de x, l_x e b_x, o número esperado de nascimentos ponderado pela idade, que usaremos em breve para estimar a idade média na qual uma fêmea dá à luz os seus filhotes. Então adicionamos os valores nas colunas l_xb_x e xl_xb_x para obter os totais para cada coluna.

GRÁFICOS INTERATIVOS Para avaliar os tutoriais interativos sobre análise de tábua de vida, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

A soma dos termos l_xb_x é a **taxa reprodutiva líquida** (R_0) de indivíduos na população. Pode-se pensar em R_0 como o número total esperado de filhotes fêmeas produzidos por uma fêmea média ao longo do curso de toda sua vida. Na Tabela 11.7, R_0 = 2,1. Como esta taxa excede a taxa de substituição de 1 filhote por indivíduo, a população deve crescer rapidamente enquanto os valores da tábua de vida não mudarem.

A idade média na qual um indivíduo dá à luz os seus filhotes (T) é agora calculada como

$$T = \frac{\Sigma xl_xb_x}{\Sigma l_xb_x}$$

T é às vezes denominado de **tempo de geração**, o período médio entre o nascimento de um indivíduo e o nascimento de seu filhote. Em nossa população hipotética, T é 4,1/2,1 ou, aproximadamente, 1,95 ano.

Agora estamos preparados para estimar a taxa intrínseca de crescimento. Lembre-se de que $N(t) = N(0)\lambda^t$ e portanto $N(t)/N(0) = \lambda^t$. Se t representa o tempo de geração T, então a razão $N(T)/N(0)$ é a taxa reprodutiva líquida. Assim, $R_0 = \lambda^T$ e $\lambda = R_0^{1/T}$. Para a população hipotética na Tabela 11.7, $\lambda_a = 2{,}1^{1/1{,}95} = 1{,}46$, que está próximo do valor observado de cerca de 1,49 após a população atingir uma distribuição etária estável (veja a Tabela 11.3). Para o crescimento exponencial, $r_a = \log_e R_0/T$, em cujo caso $r_a = \log_e(2{,}1)/1{,}95$, ou 0,38. Como $\lambda = e^r$, este valor é equivalente a $\lambda_a = e^{0{,}38} = 1{,}46$.

Você pode ver que a taxa intrínseca de crescimento de uma população depende tanto da taxa reprodutiva líquida (R_0) quanto do tempo de geração (estimado por T). Uma população cresce ($\lambda > 1$, $r < 0$) quando R_0 excede 1, que é o nível de substituição de reprodução para uma população, e declina quando $R_0 < 1$. A taxa na qual uma população cresce ($r > 0$) ou decresce ($r < 0$) aumenta à medida que os jovens nascem de suas mães em idades mais jovens, isto é, à medida que o tempo de geração (T) diminui. Quanto mais curto o tempo de geração, mais rápido o tamanho da população pode mudar.

O crescimento potencial das populações

Podemos observar a capacidade de uma população em crescer observando o rápido crescimento dos organismos introduzidos numa nova região com um ambiente adequado. Em 1937, 2 machos e 6 fêmeas de faisões-de-pescoço-anelado foram liberados na ilha Protection, Washington. Eles se multiplicaram para 1.325 adultos em 5 anos. Este aumento de 166 vezes representa uma taxa anual de aumento de 178% (r = 1,02; λ = 2,78). Em outras palavras, a população quase triplicou, em média, a cada ano. Mesmo uma criatura improvável como o elefante-marinho do norte (*Mirounga angustirostris*), cuja população ao longo da costa oeste da América do Norte foi quase toda eliminada pela caça durante o século 19, cresceu de cerca de 100 indivíduos em 1900 para 150.000 em 2000, um aumento de 1.500 vezes (r = 0,073, λ = 1,076). Se você não ficou impressionado, considere que um outro século de crescimento irrestrito encontraria 225 milhões de elefantes-marinhos se amontoando e tomando banho nas praias da Califórnia (Fig. 11.11). Antes do fim do século seguinte, as costas do hemisfério ocidental abrigariam mais de 30 trilhões de animais.

As populações de elefante-marinho não são recordistas de crescimento potencial — muito pelo contrário. As tábuas de vida das populações mantidas sob condições ótimas em laboratórios têm apresentado taxas de crescimento anual potencial (λ) tão grandes quanto 24 para o rato-do-campo (pequeno mamífero semelhante ao rato comum), 10 bilhões (10^{10}) para o besouro-da-farinha e de 10^{30} para as pulgas-d'água (*Daphnia*).

Uma outra forma de expressar a taxa de crescimento de uma população é o **tempo de dobramento** (t_2), que produz números

FIG. 11.11 As populações têm potencial para aumentar rapidamente. O elefante-marinho do norte (*Mirounga angustirostris*), que foi quase eliminado no século 19, retornou da beira da extinção. Estas fêmeas e machos jovens passam várias semanas nesta praia enquanto trocam a pele. Fotografia de François Gohier/Photo Researchers.

um pouco mais familiares para nós. O tempo de dobramento pode ser calculado como

$$t_2 = \frac{\log_e 2}{\log_e \lambda}$$

ou

$$t_2 = \frac{\log_e 2}{r}$$

O valor de $\log_e 2$ é 0,69. Assim, para o rato-do-campo ($\lambda = 24$) $t_2 = 0{,}69/\log_e 24$, que é 0,22 ano, ou 79 dias. O mesmo cálculo produz o tempo de dobramento de 246 dias para o faisão-de-pescoço-anelado, 11 dias para o besouro-da-farinha e somente 3,6 dias para a pulga-d'água. As taxas de crescimento potencial das populações de bactérias e vírus sob condições ideais são quase inimagináveis.

Os limites do crescimento populacional

Não deveria ser surpresa que populações experimentais de laboratório mantidas sob condições controladas, e supridas com alimentos abundantes, possam crescer a taxas tão rápidas. Mesmo as espécies de reprodução mais lenta cobririam a Terra num período curto, se seu crescimento populacional não fosse restringido. Contudo, a maioria das populações que observamos na natureza permanece dentro de limites razoavelmente confinados.

Aproximadamente dois séculos atrás Thomas Malthus compreendeu que este fato "implica uma barreira forte e operando constantemente sobre uma população lutando pela dificuldade de subsistência". Em *An Essay on the Principle of Population* ("Um Ensaio sobre o Princípio da População", 1798), ele escreveu,

> Por todo o reino animal e vegetal, a natureza tem espalhado as sementes da vida amplamente com a mão mais profusa e liberal. Ela tem sido comparativamente econômica em relação ao espaço e à nutrição necessários para criá-las. Os germes da existência contidos neste ponto da terra, com ampla alimentação e amplo espaço para se expandir, preencheriam milhões de mundos no curso de uns poucos milhares de anos. A necessidade, aquela lei imperiosa e onipresente da natureza, os restringe dentro de limites prescritos. A raça das plantas e a raça dos animais encolhem sob esta grande lei restritiva.

Darwin ecoou esta visão em *On the Origin of Species*:

> À medida que são produzidos mais indivíduos do que podem sobreviver, deve haver em todos os casos uma luta pela existência, seja com um indivíduo contra outro da mesma espécie, ou contra indivíduos de espécies distintas, ou com as condições físicas da vida. É a doutrina de Malthus aplicada com força redobrada a todo o reino animal e vegetal; por isso, não pode haver aumento artificial de alimento e nenhuma restrição prudente ao acasalamento. Embora algumas espécies possam estar agora aumentando mais ou menos rapidamente, em números, todas não podem fazê-lo, pois o mundo não as conteria.

Esta visão essencialmente moderna da regulação das populações deu origem a uma preocupação com a imensa capacidade das populações em crescer. O potencial de crescimento populacional e a relativa constância de seus números não poderiam ser reconciliados logicamente de outra forma. Faz sentido que quando uma população cresce, os recursos disponíveis para cada indivíduo diminuem, e assim ou a taxa de natalidade declina ou a taxa de mortalidade aumenta. Menos recursos significa que menos filhotes podem ser nutridos, e aqueles filhotes sobrevivem menos bem. Superpopulações também agravam a disputa social, promovem a disseminação de doenças e atraem a atenção de predadores, como veremos num capítulo mais adiante. Muitos destes fatores podem agir juntos para diminuir, e finalmente estabilizar, o crescimento populacional. O passo importante na compreensão de como as populações são reguladas foi o desenvolvimento de descrições matemáticas do processo de crescimento populacional no início do século 20.

A equação logística

Em 1920, Raymond Pearl e L. J. Reed, no Institute for Biological Research ("Instituto de Pesquisa Biológica") da Johns Hopkins University, publicou um artigo no *Proceedings of the National Academy of Sciences* intitulado "On the Rate of Growth of the Population of the United States since 1790 and Its Mathematical Representation" ("Sobre a Taxa de Crescimento da População nos Estados Unidos desde 1790 e sua Representação Matemática"). Dados populacionais precisos e extensivos têm sido obtidos até mesmo desde os tempos coloniais. De fato, o crescimento populacional fenomenal das colônias americanas impressionou Malthus sobre quão rapidamente os humanos poderiam se multiplicar; isso não era evidente nos países mais populosos da Europa em seu tempo, mesmo que John Gaunt tenha cuidadosamente observado o aumento populacional em Londres nos anos 1600.

Pearl e Reed desejaram prever o crescimento futuro da população dos Estados Unidos, que supuseram devesse em algum ponto atingir um limite. Os dados até 1910, o último censo então disponível, tinham revelado um declínio na taxa exponencial de crescimento (Fig. 11.12). Pearl e Reed raciocinaram que, se esse declínio seguisse um padrão regular que pudesse ser descrito matematicamente, seria possível prever o curso futuro do crescimento da população, enquanto o declínio na taxa de crescimento exponencial continuasse. Também raciocinaram que as mudanças na taxa de crescimento exponencial deveriam estar relacionadas com o tamanho de uma população, mais do que com o tempo, porque as escalas de tempo são arbitrárias. E assim, no lugar de um valor constante de r na equação diferencial para o crescimento populacional irrestrito ($dN/dt = rN$), Pearl e Reed sugeriram que r diminui à medida que N aumenta, de acordo com a relação

$$r = r_0\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Nessa expressão, r_0 representa a taxa de crescimento exponencial intrínseca de uma população quando seu tamanho é muito pequeno (isto é, próximo de 0), e K — a **capacidade de suporte** do ambiente — representa o número de indivíduos que o ambiente pode sustentar. A equação diferencial descrevendo um crescimento populacional restrito agora se torna

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Em palavras, esta equação pode ser expressada como

$$\begin{bmatrix}\text{taxa de crescimento populacional}\end{bmatrix} = \begin{bmatrix}\text{taxa de crescimento intrínseco em } N \text{ perto de 0}\end{bmatrix} \times \begin{bmatrix}\text{tamanho da população}\end{bmatrix} \times \begin{bmatrix}\text{a redução na taxa de crescimento devido ao adensamento}\end{bmatrix}$$

De acordo com esta equação, chamada de **equação logística**, a taxa exponencial de crescimento diminui linearmente com o tamanho da população. Tal decréscimo produziu uma estimativa razoavelmente boa para os números da população americana até 1910 (Fig. 11.13).

Uma das curiosidades da biologia populacional é que a equação logística tinha sido derivada quase um século antes, em 1838, pelo matemático belga Pierre François Verhulst (1804–1849). Verhulst tinha lido o ensaio de Thomas Malthus e pensou em formular uma lei natural governando o crescimento das populações. Ele chamou essa expressão de *équation logistique*, mas Pearl e Reed não descobriram o trabalho de Verhulst antes que tivessem derivado sua própria função.

GRÁFICOS INTERATIVOS Para avaliar um tutorial interativo sobre a equação logística, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

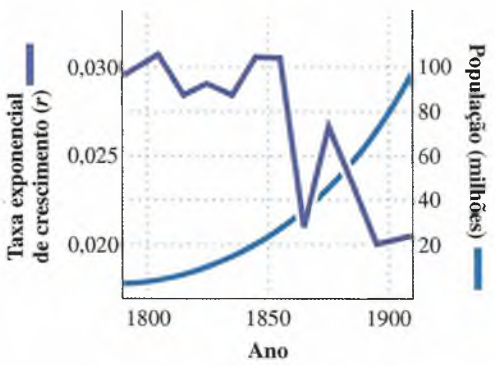


FIG. 11.12 As taxas de crescimento populacionais diminuem à medida que a população cresce. A taxa de crescimento ficou mais lenta à medida que a população humana nos Estados Unidos aumentou entre 1790 e 1910. Quando a taxa exponencial de crescimento (r) foi calculada para cada período de 10 anos, apresentou uma tendência de queda, indicando uma taxa decrescente. Dados de R. Pearl e L. J. Reed, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6:275–288 (1920).

FIG. 11.13 A equação logística pode ser ajustada para os padrões do crescimento populacional humano. A taxa exponencial de crescimento nos Estados Unidos durante cada década de 1790 a 1910 (da Fig. 11.12) está plotada aqui em função do tamanho da população (média geométrica dos números no início e no fim) durante aquela década. O melhor ajuste para os dados é uma linha reta, que pode ser extrapolada para o futuro. Esta extrapolação sugeria que a população dos Estados Unidos se nivelaria ($r = 0$) exatamente em 200 milhões de indivíduos.

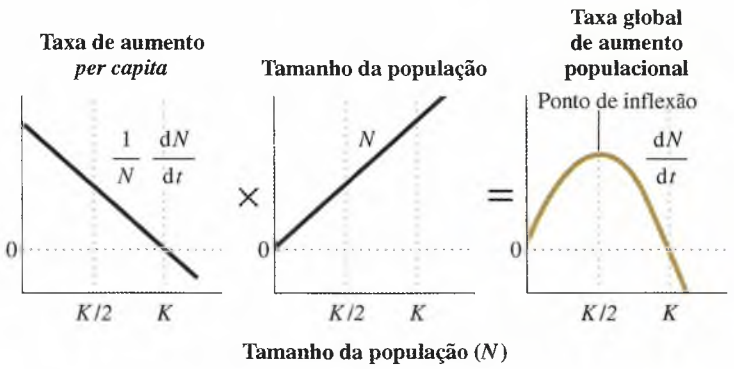


FIG. 11.14 A equação logística incorpora as influências do tamanho da população e da taxa de crescimento *per capita*. A taxa global do crescimento populacional (dN/dt) é o produto da taxa exponencial *per capita* de crescimento (r = 1/N dN/dt) pelo tamanho da população (N). O valor de r cai linearmente com o aumento do tamanho da população (N), de r_0, em N = 0, até 0, em N = K. A taxa de crescimento global de uma população atinge um máximo no ponto de inflexão, onde o tamanho é metade da capacidade de suporte (K/2).

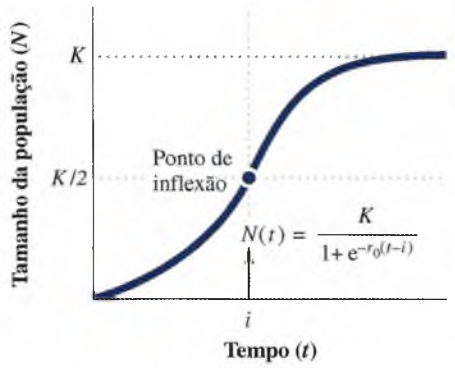


FIG. 11.15 O crescimento logístico segue uma curva em forma de S. A curva é simétrica em torno do ponto de inflexão (K/2); isto é, as fases de aceleração e desaceleração do crescimento da população têm a mesma forma.

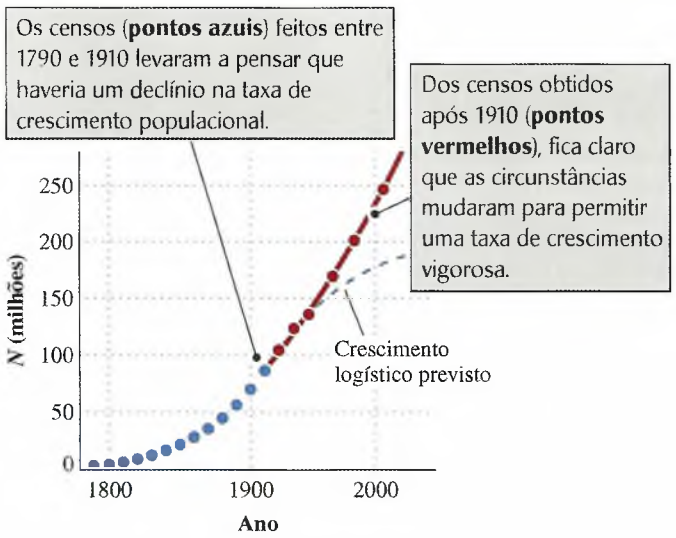


FIG. 11.16 As projeções de população podem ser incorretas se os valores da tábua de vida mudarem. Quando a equação logística foi ajustada para os dados da população dos Estados Unidos entre 1790 e 1910, ela previu uma estabilização em cerca de 197 milhões de pessoas. Os censos subsequentes, contudo, mostraram números muito acima da curva projetada de população. A população atual dos EUA excede 300 milhões de indivíduos e continua a crescer lentamente.

Enquanto o tamanho de uma população não exceder a capacidade de suporte — isto é, enquanto N/K for menor do que 1 — uma população continua a crescer, mesmo que seja numa taxa lenta. Quando N excede K, contudo, a razão N/K excede 1, o termo em parênteses ($1 - N/K$) se torna negativo, e a população diminui. Como as populações abaixo de K aumentam, e aquelas acima de K diminuem, K é o estado estacionário eventual, ou de equilíbrio, do tamanho de uma população que cresce de acordo com a equação logística.

A influência do tamanho da população (N) na taxa *per capita* de crescimento (r) e na taxa global de aumento (dN/dt) é mostrada na Fig. 11.14. A taxa de crescimento global é pequena quando a população é pequena, porque há poucos indivíduos produzindo bebês. A taxa de crescimento cai à medida que a população se aproxima da capacidade de suporte, porque os recursos declinantes limitam a reprodução. Assim, a curva para dN/dt tem seu máximo num tamanho de população intermediário — especificamente em N = K/2, ou metade da capacidade de suporte. Este **ponto de inflexão** (que ocorre no tempo i) separa a fase inicial de aceleração do crescimento da fase posterior de desaceleração.

A forma diferencial da equação logística pode ser integrada para descrever o tamanho da população num tempo t ($N(t)$) em função do tamanho da população inicial no tempo 0 ($N(0)$) e da taxa intrínseca de crescimento populacional (r_0):

$$N(t) = \frac{K}{1 + e^{-r_0(t-i)}}$$

Esta equação descreve uma curva sigmoide, ou na forma de S (Fig. 11.15). Em outras palavras, a população cresce lentamente no início, então mais rapidamente à medida que o número de indivíduos aumenta, e finalmente novamente mais lentamente, à medida que se aproxima da capacidade de suporte K.

Quando Pearl e Reed aplicaram a equação logística ao crescimento da população dos EUA de 1790 até 1910 (Fig. 11.16), obtiveram um ajuste melhor com K = 197.273.000 e r_0 = 0,03134. Embora a população em 1910 fosse de somente 91.972.000, Pearl e Reed puderam extrapolar seu crescimento futuro para duas vezes o nível de 1910, baseado no seu crescimento anterior. Tais projeções frequentemente se mostram incorretas, contudo, quando as circunstâncias mudam. A população dos Estados Unidos atingiu 197 milhões entre 1960 e 1970, quando ela ainda estava crescendo vigorosamente. Um sistema de saúde pública e tratamento médico aprimorados elevaram as taxas de sobrevivência substancialmente, particularmente para recém-nascidos e crianças, entre as décadas de 1920 e 1970. Mais

ainda, a equação logística não incorpora os milhões de imigrantes que foram para os Estados Unidos. A população atual dos Estados Unidos é cerca de 300 milhões e ainda crescendo lentamente.

O tamanho da população é regulado por fatores dependentes da densidade

A equação logística descreve razoavelmente bem o crescimento de muitas populações observadas no laboratório e em *habitats* naturais. Esse fato sugere que fatores extrínsecos limitando o crescimento exercem efeitos mais fortes sobre a mortalidade e a fecundidade à medida que uma população cresce (veja a Fig. 11.14). Isto é porque a taxa de crescimento intrínseca de uma população diminui à medida que o tamanho da população aumenta. Mas quais são estes fatores, e como operam?

Muitas coisas influenciam as taxas de crescimento populacional, mas somente os fatores **dependentes da densidade**, cujos efeitos aumentam com a quantidade, podem colocar o crescimento de uma população sob controle. Entre estes fatores, de primordial importância, estão os suprimentos de alimento e espaço para viver, que são relativamente fixos em quantidade e número. Adicionalmente, os efeitos dos predadores, parasitas e doenças são sentidos mais fortemente em populações densas do que em populações esparsas. Outros fatores, como a temperatura, a precipitação e eventos catastróficos alteram as taxas de natalidade e mortalidade amplamente, a despeito do número de indivíduos na população. Tais fatores **independentes da densidade** podem influenciar a taxa de crescimento de uma população, frequentemente causando flutuações dramáticas no seu tamanho, mas não regulando o tamanho da população.

Dependência de densidade nos animais

Diversos estudos experimentais revelaram diversos mecanismos de dependência de densidade. Por exemplo, quando um único casal de moscas-de-fruta é confinado a uma garrafa com um suprimento fixo de alimento, seus descendentes aumentam em número rapidamente no início, mas logo atingem um limite. Quando números diferentes de casais de moscas foram introduzidos em outras garrafas de cultura idênticas, o número da progênie gerada pelo casal variou inversamente com a densidade das moscas na garrafa (Fig. 11.17). A competição por alimento entre larvas causou uma alta mortalidade em culturas densas. A duração de vida adulta também declinou, mas somente em densidades bem acima dos níveis nos quais a sobrevivência das larvas caiu. Os estágios jovens frequentemente sofrem os efeitos adversos dos fatores dependentes da densidade mais do que os adultos.

MAIS NA REDE *Dependência de Densidade em Culturas de Laboratório das Pulgas-d'água.* Como a densidade influencia os valores da tábua de vida para determinar a taxa de crescimento populacional?

A maioria dos estudos de dependência de densidade se focalizaram em populações de laboratório, nas quais os fatores que afetam o crescimento da população podem ser controlados. A simplicidade destes sistemas deixa algumas dúvidas acerca da aplicação das descobertas de laboratório às populações em ambientes naturais mais complexos, onde as condições físicas mudam continuamente e o experimentador não controla todos os fatores, como o suprimento de alimento ou a predação. Contudo, muitos estudos de longo prazo de populações naturais, particularmente daquelas se recuperando de perdas populacionais causadas pela caça ou outra interferência humana, proporcionam evidências da regulação dependente da densidade. Um estudo de longo prazo por Ian Nisbet descreveu as mudanças nas populações dos trinta-réis-boreais (*Sterna hirundo*) que formam ninhos em pequenas ilhas na Baía de Buzzards, Massachusetts (Fig. 11.18). O fator limitante do crescimento populacional nu-

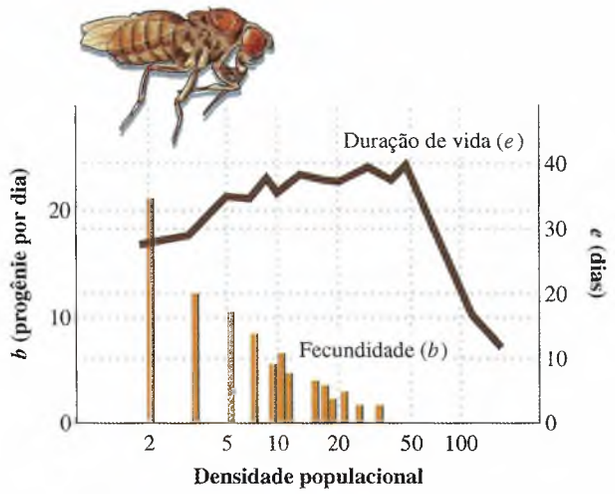


FIG. 11.17 Fatores dependentes da densidade podem regular o crescimento populacional. A fecundidade e a duração da vida diminuem à medida que a densidade populacional aumenta em populações de laboratório da mosca-de-fruta *Drosophila melanogaster*. Segundo R. Pearl, *Q. Rev. Biol.* 2:532–548 (1927).

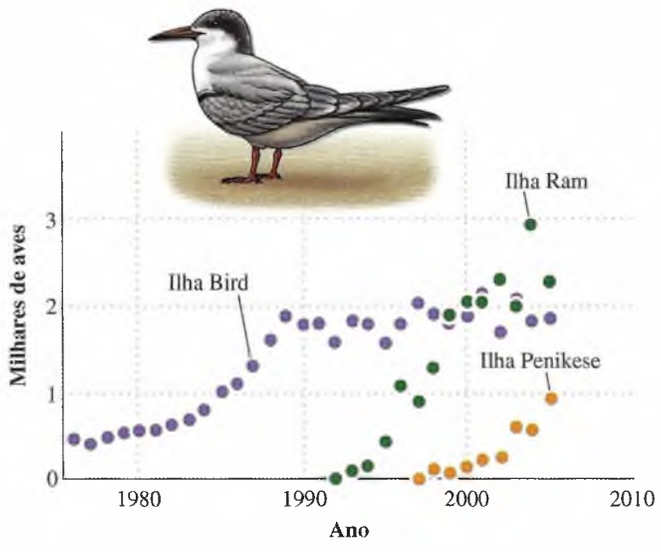


FIG. 11.18 As populações de trinta-réis-boreal estão limitadas pelo espaço para aninhamento. As populações de trinta-réis-boreal (*Sterna hirundo*) em diversas ilhas na Baía de Buzzards, Massachusetts, cresceram rapidamente e então se estabilizaram, à medida que os lugares adequados de aninhamento se tornaram ocupados. Dados de cortesia de Ian C. T. Nisbet.

ma determinada ilha parece ser a disponibilidade de locais adequados de aninhamento. A população de trinta-réis começou a se expandir para esta área em meados de 1970 na Ilha Bird, onde os números de trinta-réis cresceram de cerca de 200 para 1.800 indivíduos em 1990. Depois disso, a maioria dos locais adequados de aninhamento na Ilha Bird estavam ocupados, e os números se estabilizaram. Em seguida, as aves começaram a colonizar a Ilha Ram, onde a população cresceu para mais de 2.000 aves antes de se estabilizar pelo ano 2000. Nesse ponto, o excedente estava começando a fazer ninho na Ilha Penikese. Claramente, a taxa de crescimento intrínseco da população de trinta-réis na Baía Buzzards é muito alta, mas a baía proporciona um número limitado de ilhas oferecendo sítios de aninhamento adequados, o que em última instância limita o tamanho da população.

Um inverno severo pode fortemente reduzir a população de pardais (*Melospiza melodia*) na Ilha Mandarte, um pedaço de terra de 6 hectares ao largo da costa da Colúmbia Britânica. A variação na severidade do clima do inverno fez com que a população, monitorada por certo tempo, flutuasse entre 4 e 72 fêmeas reprodutoras e entre 9 e 100 machos reprodutores. Estas flutuações proporcionaram um experimento natural sobre os efeitos da densidade populacional sobre o sucesso reprodutivo durante a estação de reprodução do verão. Durante os anos com grandes populações de verão, um percentual maior de machos não pode obter territórios e assim não pode reproduzir. Devido à competição por alimento, as fêmeas reprodutoras criam menos filhotes, em média, durante aqueles anos, e um percentual menor de jovens sobrevive até o outono (Fig. 11.19). Estas respostas dependentes da densidade indubitavelmente contribuem para a regulação da população de pardais na Ilha Mandarte.

Embora a variação natural do tamanho da população proporcione uma forma de visualizar a dependência da densidade, idealmente gostaríamos de conduzir o mesmo experimento no campo como no laboratório — isto é, alterar a densidade dos indivíduos na população enquanto mantendo todas as outras coisas constantes. Às vezes tais experimentos acontecem afortunadamente em grande escala — por exemplo, quando os gestores de populações de caça, tais como os do cervo, aumentam ou diminuem as populações. Os cervos pastam folhas e demandam grandes quantidades de folhas novas, que têm um alto conteúdo nutricional, para crescer rapidamente e se reproduzir com sucesso. Quando a caça é restrita por regulação ou por inacessibilidade de uma área, e os predadores naturais como os lobos e leões da montanha estão ausentes, os cervos podem se tornar tão abundantes que podem deplecionar severamente seu suprimento de alimento.

Um levantamento de cervo-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*) em cinco regiões do Estado de Nova York nos anos de 1940 mostrou que a proporção de fêmeas grávidas e o número médio de embriões por fêmea grávida estavam diretamente relacionados com a qualidade da área (Fig. 11.20). Além disso, os cervos vivendo em área de baixa qualidade apresentaram uma diferença maior entre o número de embriões e o número de corpos lúteos que os cervos nas áreas de alta qualidade. O número de corpos lúteos em cada ovário indica o número de óvulos produzidos. Quando esse número excede o de embriões, é porque alguns dos embriões morreram e foram reabsorvidos, frequentemente como resultado de a fêmea grávida receber uma nutrição pobre da área de baixa qualidade. Na área central de Adirondack, onde o *habitat* para os cervos era mais pobre, mesmo a ovulação era grandemente reduzida.

A caça seletiva para reduzir populações densas de cervos pode normalmente reverter a deterioração de uma área causada

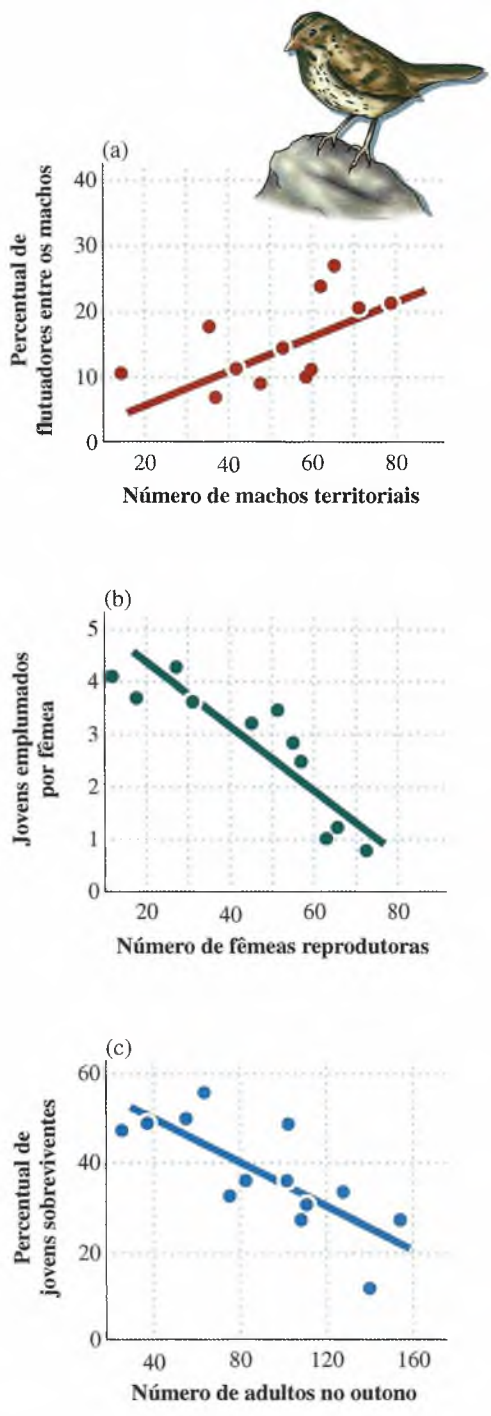


FIG. 11.19 Fatores dependentes da densidade podem controlar o tamanho das populações naturais. As respostas da população de pardais na Ilha Mandarte às flutuações populacionais causadas por variações ambientais mostram que os fatores dependentes da densidade estão funcionando mesmo nestas circunstâncias. (a) A proporção de machos impedidos de adquirir territórios ("flutuadores") aumenta com o aumento da densidade na pequena ilha. (b, c) O número de emplumados produzidos por fêmeas (b) e a sua sobrevivência durante o outono e o inverno (c) diminui com o adensamento. Segundo P. Arcese e J. N. M. Smith, *J. Anim. Ecol.* 57:119–136 (1988); J. N. M. Smith, P. Arcese e W. M. Hochachka, em C. M. Perrins, J.-D. Lebreton e G. J. M. Hirons (eds.), *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management*, Oxford University Press, Oxford (1991), pp. 148–167.

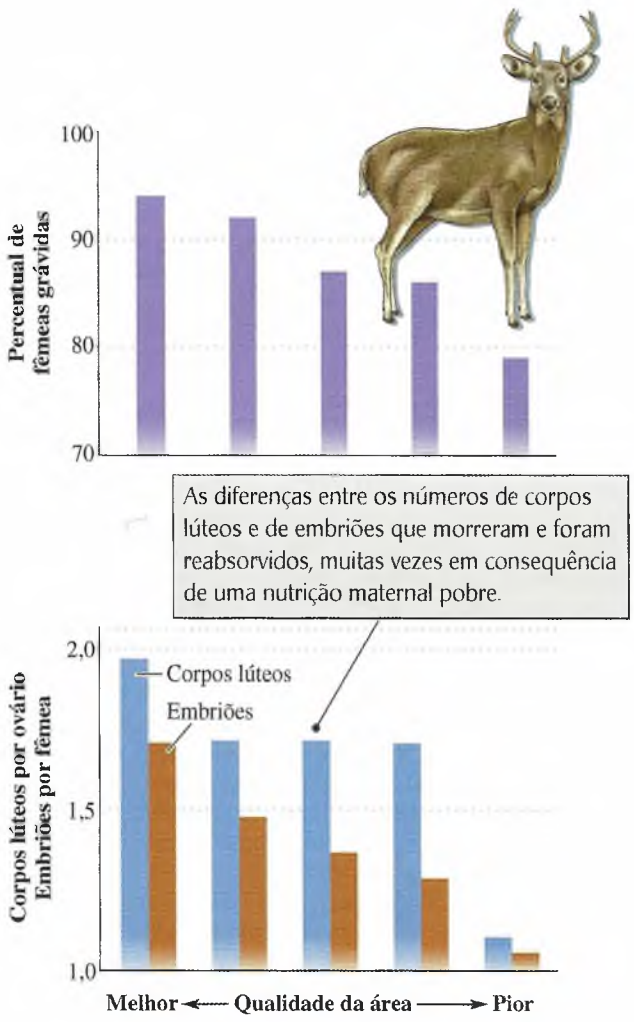


FIG. 11.20 As práticas de manejo de caça podem proporcionar experimentos naturais na dinâmica das populações. Os parâmetros reprodutivos do cervo-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*), coletados em 1939–1949, refletiam a qualidade da área em cinco regiões do Estado de Nova York. Segundo E. L. Chaetum e C. W. Severinghaus, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 15:170–189 (1950).

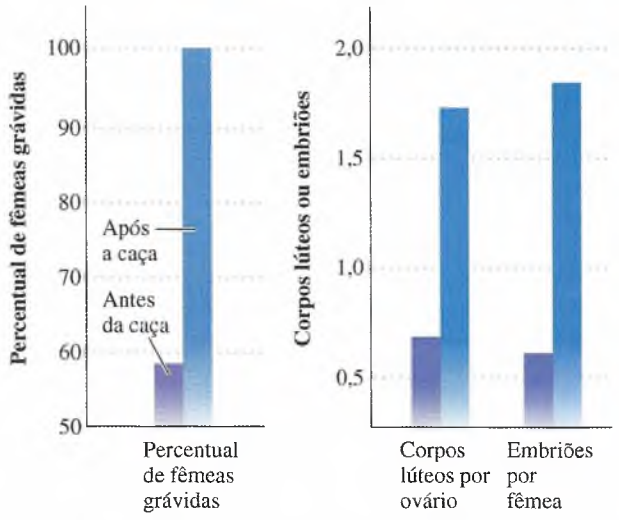


FIG. 11.21 Os parâmetros reprodutivos podem ser dependentes da densidade. As medidas de fecundidade numa população de cervo-de-cauda-branca na montanha DeBar, área das Montanhas Adirondack do Estado de Nova York, aumentaram após a caça ter reduzido a densidade populacional. Segundo E. L. Chaetum e C. W. Severinghaus, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 15:170–189 (1950).

pela sobrepastagem. Quando a Montanha DeBar, uma área de qualidade pobre, foi aberta à caça, a população de cervos diminuiu, a qualidade da área foi recuperada, e a reprodução aumentou dramaticamente (Fig. 11.21).

Dependência de densidade positiva

Uma densidade de população crescente normalmente deprecia as taxas de sobrevivência e natalidade; portanto, este tipo de resposta populacional é denominado de **dependência negativa de densidade**. Em alguns casos, contudo, as taxas de crescimento populacional realmente aumentam com o aumento da população, especialmente nas baixas densidades de população. Isto é, à medida que a população cresce, sua taxa de aumento intrínseco (r) sobe, em vez de diminuir, como ela deveria fazer se seguisse a equação de crescimento logística. Devido à relação positiva entre a taxa de crescimento e a densidade, este padrão é denominado de **positivo** ou **dependência inversa de densidade**.

Diversos processos poderiam causar uma dependência de densidade positiva. Um deles é o assim chamado efeito Allee (em homenagem ao biólogo de população pioneiro W. C. Allee, da Universidade de Chicago), na qual os indivíduos são mais capazes de encontrar parceiros com o aumento da densidade da população. Os indivíduos poderiam também sofrer menos predação numa população maior, na qual mais indivíduos podem detectar a presença de predadores e dar sinais de alerta, como vimos no Capítulo 9. Populações maiores também abrigam uma diversidade genética maior, e mutações danosas são menos frequentemente expressadas, porque o endocruzamento é menos comum, como veremos num capítulo posterior.

Os gestores de pesqueiros estão receosos de que a sobrepesca leve as populações de peixes para níveis tão baixos, que cause a ausência de parceiros, o que impediria os estoques de peixes de se recuperarem. Uma medida direta do crescimento populacional potencial é o **recrutamento**: o número de novos filhotes por indivíduo reprodutor que se junta à população reprodutora no futuro. Como você pode ver na Fig. 11.22, uma população de arenques (o estoque de Downs, que se reproduz no Mar do Norte) mostra um aumento na razão de recrutamento em relação aos reprodutores de populações de baixa densidade, enquanto um outro estoque de arenques, que se reproduzem na primavera próximo à Islândia, apresenta um efeito Allee clássico, com taxas de recrutamento extremamente baixas nos estoques de tamanho menor. Felizmente, a dependência de densidade negativa, como apresentada no estoque de Downs, parece ser o padrão mais comum, sugerindo que mais estoques de peixes podem se recuperar rapidamente quando liberados da pressão excessiva da pesca.

O efeito Allee não está limitado aos animais. Muitas espécies de plantas têm mecanismos de autoincompatibilidade para evitar o endocruzamento, tal que suas flores devem ser polinizadas por outros indivíduos na população. Quando as populações são pequenas e os indivíduos estão muito espalhados, a polinização, pelo vento ou animais, se torna menos provável. *Primula veris* é uma pequena herbácea que pode ser encontrada em campos pobres na Europa.

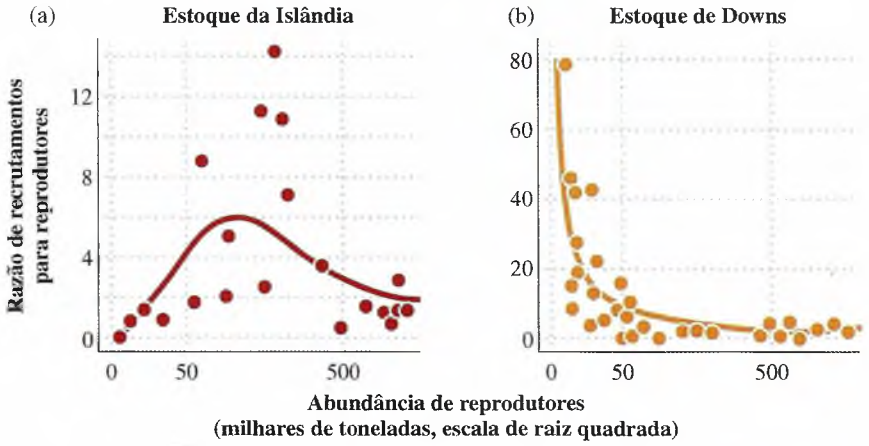


FIG. 11.22 Alguns estoques de peixes apresentam uma dependência positiva com a densidade em pequenas populações. (a) A razão de recrutamentos (novos filhotes que sobrevivem até a idade de reprodução) para reprodutores declina com o aumento da população no estoque de arenques que se reproduzem na primavera na Islândia, mostrando um clássico efeito Allee. (b) O estoque de arenques de Downs apresenta uma dependência negativa com a densidade, que é o padrão mais comum. Para tornar as variações no tamanho das pequenas populações mais aparentes, o tamanho é plotado numa escala de raiz quadrada. De R. A. Myers et al., *Science* 269:1106–1108 (1995).

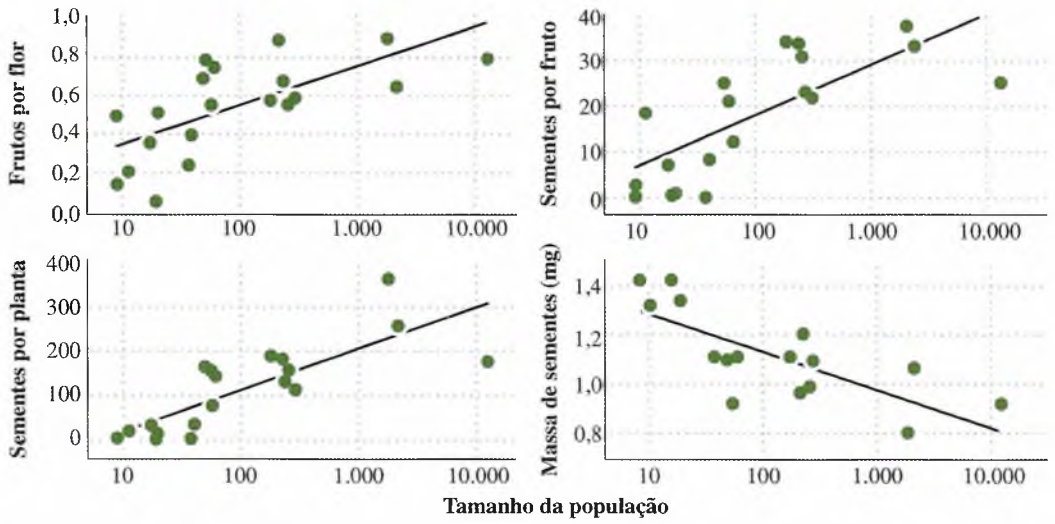


FIG. 11.23 A reprodução em *Primula veris* apresenta uma dependência positiva com a densidade. As plantas em pequenas populações produzem menos frutos e sementes do que aquelas em grandes populações. A massa de sementes é a massa média de uma determinada semente. Segundo M. Kéry et al., *J. Ecol.* 88:17–30 (2000).

As práticas agriculturais estão fragmentando o *habitat* desta planta, e as populações locais estão visivelmente declinando. Para determinar como estas populações menores estão conseguindo sobreviver, Marc Kéry e seus colegas da Universidade de Zurique procuraram uma relação entre o sucesso reprodutivo e os tamanhos das populações locais (Fig. 11.23). Eles descobriram que, nas populações de menos do que 100 indivíduos, o número de frutos produzidos por flor e o número de sementes por fruto eram substancialmente menores, evidentemente devido à menor disponibilidade de pólen. É provável que tais números baixos de plantas não consigam atrair abelhas e outros polinizadores, que concentram seu forrageamento em espécies mais abundantes.

A dependência de densidade nas plantas

As plantas sofrem uma mortalidade aumentada e uma fecundidade reduzida em altas densidades, exatamente como os animais. Uma resposta de desenvolvimento comum de plantas à competição intensa por recursos é um crescimento lento, que pode reduzir a sobrevivência e a fecundidade. Os tamanhos do lino (*Linum*) cultivados até a maturidade em densidades diferentes revelam esta flexibilidade (Fig. 11.24). Quando as sementes eram espalhadas esparsamente numa densidade de 60 por metro quadrado, o peso seco médio dos indivíduos ficava entre 0,5 e 1,0 g, e muitas plantas excederam 1,5 g no fim do experimento. Quando as sementes eram espalhadas em densidades de 1.440 e 3.600 por metro quadrado, a maioria dos indivíduos pesou menos que 0,5 g, e uns poucos cresceram até o tamanho grande. As plantas crescem mais, em média, em baixas densidades porque mais recursos estão disponíveis para cada indivíduo. A variação no tamanho médio da planta nos três tratamentos é uma norma de reação em relação à disponibilidade de recursos. A variação no tamanho dos indivíduos em cada teste resulta de fatores aleatórios no início do estágio, quando ainda plântulas, particularmente a data da germinação e a qualidade do *micro-habitat* específico no qual uma plântula individual cresceu. Uma germinação adiantada num ponto favorável dá a uma planta um crescimento inicial vantajoso sobre as outras, o que aumenta à medida que plantas maiores crescem e dominam seus vizinhos menores.

A despeito da plasticidade fenotípica do crescimento da planta, a mortalidade pode ser alta em situações de alta densidade. Quan-

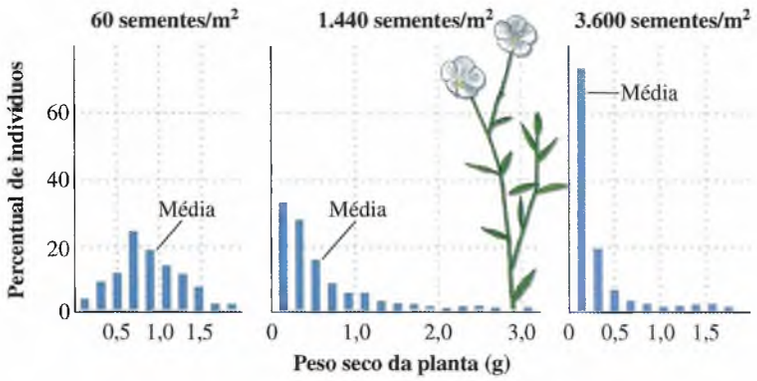


FIG. 11.24 As plantas podem responder à competição por recursos retardando seu crescimento. Os tamanhos médios do lino são menores quando as sementes são espalhadas em densidades mais altas. Segundo J. L. Harper, *J. Ecol.* 55:247–270 (1967).

do as sementes de conizina-do-canadá (*Erigeron canadensis*) foram espalhadas numa densidade de 100.000 por metro quadrado (equivalente a cerca de 10 sementes na área do seu dedão), as plantas jovens competiram vigorosamente. À medida que as plântulas cresciam, muitas morreram, reduzindo a densidade de população para as plântulas sobreviventes (Fig. 11.25). Ao mesmo tempo, as taxas de crescimento das plantas sobreviventes excederam a taxa de declínio da população, e o peso total do plantio aumentou. Durante toda a estação do crescimento, um aumento de mil vezes no peso médio dos indivíduos sobreviventes mais do que contrabalançou o decréscimo de cem vezes na densidade da população.

Na Fig. 11.25b, na qual o peso da planta e a densidade são plotadas em escalas logarítmicas, os dados registrados na estação de crescimento se ajustam a uma reta com inclinação de aproximadamente −3/2. Os ecólogos de plantas chamam esta relação entre o peso médio da planta e a densidade de **curva de autoafinamento**. Tal é a regularidade desta relação que muitos a têm denominado de **lei da potência de −3/2**. Estas respostas dependentes da densidade nas populações de plantas são considerações importantes para o espaçamento de plantas nos campos de agricultura e nas plantações de florestas para maximizar o tamanho de cada planta e a produtividade.

Os fatores dependentes da densidade tendem a manter as populações sob controle e seus tamanhos próximos da capacidade de suporte determinada pela disponibilidade de recursos e condições do ambiente. Mudanças nestes recursos e nas condições continuamente estabelecem novos valores de equilíbrio em direção aos quais as populações crescem ou declinam. Além do mais, as mudanças independentes da densidade no ambiente, surgidas devido a eventos como um congelamento súbito, uma tempestade violenta ou uma mudança numa corrente oceânica frequentemente reduzem as populações muito abaixo de suas capacidades de suporte, iniciando períodos de rápido crescimento populacional quando as condições favoráveis retornam. Assim, embora os fatores dependentes da densidade regulem todas as populações, as variações no ambiente também fazem as populações flutuarem em torno de seus pontos de equilíbrio. Exploraremos a dinâmica populacional com mais detalhe no próximo capítulo.

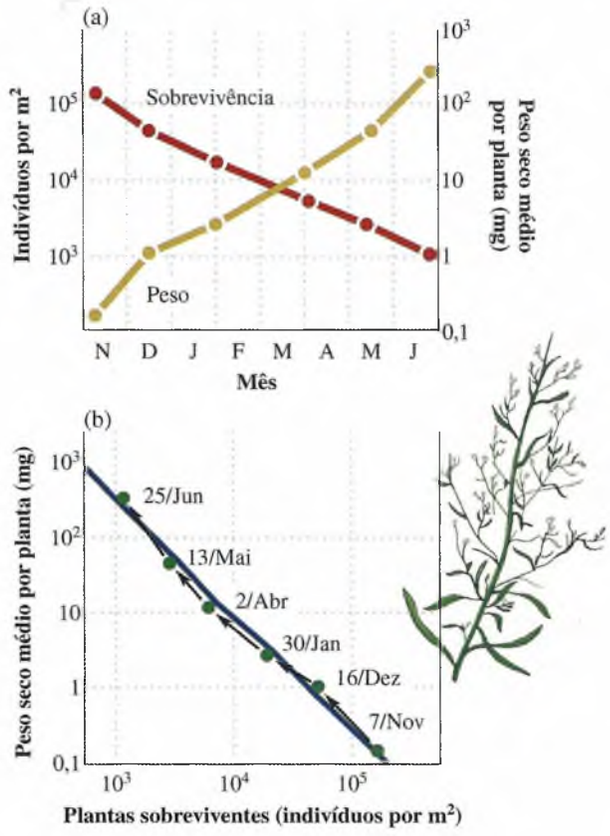


FIG. 11.25 As populações de plantas aumentam em biomassa mesmo quando o número de indivíduos diminui. (a) Uma mudança progressiva no peso médio das plantas e na densidade de população numa plantação experimental de conizina-do-canadá (*Erigeron canadensis*), semeada numa densidade de 100.000 sementes por metro quadrado. (b) A relação entre a densidade das plantas e seu peso médio à medida que a estação progride. A linha reta, que tem uma inclinação de −3/2, ilustra a lei da potência de −3/2. Segundo J. L. Harper, *J. Ecol.* 55:247–270 (1967).

RESUMO

1. Demografia — o estudo das populações — tem uma longa história na ciência ocidental, que se estende para trás no tempo até John Gaunt e Thomas Malthus nos séculos 17 e 18 na Inglaterra.

2. As populações crescem por multiplicação porque os indivíduos recém-nascidos crescem para também se reproduzirem. O fator pelo qual a população aumenta em uma unidade de tempo é a taxa de crescimento geométrica da população (λ). As popu-

lações com estações reprodutivas discretas crescem geometricamente por incrementos periódicos de acordo com a relação $N(t + 1) = N(t)\lambda$.

3. O crescimento populacional também pode ser descrito numa base contínua pela taxa de crescimento exponencial (r) na expressão $N(t) = N(0)e^{rt}$. Nas equações de taxa de crescimento populacional λ e e^r são intercambiáveis.

4. A taxa instantânea de crescimento de uma população que cresce exponencialmente é $dN/dt = rN$. Em outras palavras, a taxa de crescimento exponencial de uma população depende tanto de seu tamanho quanto de suas taxas de natalidade e mortalidade *per capita*.

5. A taxa de crescimento populacional numa população na qual não há imigração ou emigração é a diferença entre a taxa de natalidade *per capita* (b) e a taxa de mortalidade *per capita* (d) ($r = b - d$).

6. Quando as taxas de natalidade e mortalidade variam de acordo com as idades dos indivíduos, deve-se conhecer a proporção dos indivíduos em cada classe etária para calcular a taxa de crescimento populacional. Uma população na qual estas taxas não mudam ao longo do tempo assume uma distribuição etária estável.

7. A tábua de vida de uma população apresenta as fecundidades (b_x) e as probabilidades de sobrevivência (s_x) dos indivíduos por classe etária (x). Estas variáveis podem ser usadas para calcular a sobrevivência até uma certa idade e a expectativa de sobrevivência futura dos indivíduos numa determinada idade.

8. O destino dos indivíduos nascidos ao mesmo tempo e seguidos através de suas vidas pode ser usado para produzir uma tábua de vida de coorte. A sobrevivência dos indivíduos de idade conhecida durante um único período, a estrutura etária de uma população num determinado tempo ou a distribuição etária dos indivíduos na hora da morte podem ser usadas para produzir uma tábua de vida estática.

9. As curvas de sobrevivência total tendem a assumir uma de três formas básicas, dependendo de se a taxa de mortalidade permanece constante (Tipo II), aumenta (Tipo I) ou declina com a idade (Tipo III). A maioria das populações apresenta uma mistura de curvas do Tipo I e III.

10. Numa população com uma distribuição etária estável, os números em cada classe etária, assim como a população como um todo, aumentam na mesma taxa geométrica ou exponencial, conhecida como taxa intrínseca de crescimento (λ_m ou r_m).

11. A incongruência entre o potencial de todas as populações para o rápido crescimento e a relativa constância de seus tamanhos observados por longos períodos levaram naturalmente à ideia de que fatores extrínsecos fazem com que o crescimento de uma população diminua à medida que seu tamanho aumenta.

12. O crescimento da maioria das populações pode ser descrito pela equação logística, que segue uma curva sigmoide, à medida que a população cresce lentamente no início, então mais rapidamente conforme o número de indivíduos reprodutores aumenta, e finalmente mais lentamente novamente, à medida que a população se aproxima da capacidade de suporte.

13. O ajuste da equação logística ao crescimento da maioria das populações sugere que fatores dependentes da densidade, como a pressão de suprimentos e alimentos e o aumento da pressão de predadores e doenças, limitem o crescimento populacional.

14. Estudos de laboratório de populações de animais e plantas sob condições controladas mostraram como os fatores dependentes da densidade afetam as taxas de crescimento populacional. Estudos semelhantes de plantas e animais em *habitats* naturais também têm revelado efeitos dependentes da densidade.

15. Em algumas espécies, as taxas de crescimento populacional *per capita* diminuem nas populações menores, porque os indivíduos falham em encontrar parceiros (o efeito Allee) ou porque a diversidade genética é perdida.

16. As plantas usualmente respondem às altas densidades populacionais na forma de um crescimento mais lento e reprodução reduzida, assim como uma sobrevivência também reduzida. A relação entre o peso médio de planta e a densidade em populações densas, denominada de curva de autoafinamento, normalmente assume a forma de uma relação de potência com uma inclinação de $-3/2$.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença na abordagem entre a equação de crescimento geométrico e a de crescimento exponencial?

2. Dada a relação entre λ e r nas equações de crescimento geométrico e exponencial, você pode demonstrar matematicamente por que λ deve ser 1 quando r é 0?

3. Por que deveria um modelo com variáveis demográficas de idade específica refletir a realidade do crescimento populacional melhor do que um modelo que carece de estrutura etária?

4. Qual é a diferença entre uma população estável e uma distribuição etária estável?

5. Se uma tábua de vida prevê um tamanho de população de 100 fêmeas e a razão sexual é 1:1, quão grande é toda a população?

6. Numa tábua de vida, qual é a diferença fundamental entre a sobrevivência (s_x) e a sobrevivência total (l_x)?

7. Compare e confronte uma tábua de vida de coorte e uma tábua de vida estática.

8. Qual é a relação entre o tempo de geração e a taxa de crescimento populacional?

9. Quais são as diferentes causas do crescimento populacional lento em pequenas populações *versus* grandes populações?

10. Que evidência você precisaria determinar se uma população sofre uma dependência negativa de densidade ou uma dependência positiva de densidade?

LEITURAS SUGERIDAS

Chase, M. K., N. Nur, and G. R. Geupel. 2005. Effects of weather and population density on reproductive success and population dynamics in a song sparrow (*Melospiza melodia*) population: A long-term study. *Auk* 122:571–592.

Clutton-Brock, T. H., M. Major, and F. E. Guinness. 1985. Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology* 54:831–846.

Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14:405–410.
Gotelli, N. J. 1995. *A Primer of Ecology.* Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
Harrison, S. and N. Cappuccino. 1995. Using density-manipulation experiments to study population regulation. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis,* pp. 131–147. Academic Press, New York.
Kéry, M., D. Matthies, and H.-H. Spillmann. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea. Journal of Ecology* 88:17–30.
Kingsland, S. E. 1985. *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology.* University of Chicago Press, Chicago.
Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers.* Oxford University Press, London.
Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271–287.
Myers, R. A., et al. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269:1106–1108.
Pollard, E., K. H. Lakhani, and P. Rothery. 1987. The detection of density dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68:2046–2055.
Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology* 54:359–374.
Stephens, P. A., and W. J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14:401–405.
Turchin, P. 1995. Population regulation: Old arguments and new synthesis. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis,* pp. 19–40. Academic Press, New York.
Weiner, J. 1988. Variation in the performance of individuals in plant populations. In A. J. Davy, M. J. Hutchings, and A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology,* pp. 59–81. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
Weller, D. E. 1987. A reevaluation of the −3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs* 57:23–43.
Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals. *Journal of Animal Ecology* 66:1–13.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 2

As Taxas de Natalidade e Mortalidade Influenciam a Estrutura Etária da População e a Taxa de Crescimento

A taxa de crescimento de uma população reflete o equilíbrio entre nascimentos e mortes. Claramente, quando a taxa de natalidade aumenta ou a taxa de mortalidade diminui, a taxa de crescimento de uma população aumenta. Se quisermos saber de quanto, temos que calcular a magnitude do aumento através do efeito destas mudanças na tábua de vida. Há dois princípios gerais envolvendo este cálculo. Primeiro, as mudanças nas taxas de natalidade e mortalidade nas idades mais avançadas tendem a ter efeitos menores no crescimento da população do que as mudanças nas idades mais jovens, simplesmente porque menos indivíduos sobrevivem o bastante para serem afetados. Segundo, as mudanças na tábua de vida que aumentam a taxa de crescimento populacional também tendem a deslocar a estrutura etária da população para as idades mais jovens. Estamos vendo o efeito hoje oposto em muitas populações humanas, nas quais as taxas de crescimento têm sido declinantes e a proporção de indivíduos mais velhos têm aumentado.

Vamos olhar o efeito de mudar os valores da tábua de vida na Tabela 11.1 sobre a taxa de crescimento e a estrutura etária da população. Nesta população hipotética, a taxa de crescimento se estabilizou no valor de $\lambda = 1{,}49$ na distribuição etária estável de 63,4% de recém-nascidos, 21,3% na idade de 1 ano, 11,4% na idade de 2 e 3,9% na idade de 3 (veja a Tabela 11.3). Esta estrutura etária poderia ser típica de uma ave como a galinha-da-pradaria ou uma população de rato-branco numa ilha de barreira na Costa do Golfo dos Estados Unidos. Como a análise de tábua de vida mostra as contribuições dos nascimentos e mortes em cada idade para a taxa de crescimento global da população, ela é uma ferramenta importante de manejo para conservação assim como para o controle das espécies de pragas.

Passo 1: Crie uma tábua de projeção de população numa planilha do Excel.

Use a estrutura na planilha intitulada "module5data.xls" para executar os cálculos da Tabela 11.2, com base na tábua de vida da Tabela 11.1. A estrutura vai em intervalos de 10 em 10, mas por outro lado deveria proporcionar os mesmos números (dentro dos erros de arredondamento) que os da Tabela 11.3. Quando a planilha é montada adequadamente, você pode tentar adicionar classes etárias mais avançadas para tornar a população mais complexa.

Passo 2: Faça mudanças na tábua de vida e na distribuição etária inicial dos indivíduos na população para ver como estas mudanças afetam a taxa de crescimento populacional e a estrutura etária.

- A distribuição etária inicial dos indivíduos tem algum efeito sobre a estrutura etária eventual da população? Ela influencia o tempo que a população leva para atingir uma distribuição etária estável?
- As mudanças na sobrevivência e na fecundidade têm efeitos semelhantes sobre a taxa de crescimento populacional? Como as mudanças na sobrevivência e na fecundidade diferem quanto à sua influência sobre a tábua de vida?

Passo 3: Aumento e diminuição da fecundidade nas idades de 2 e 3 anos pela mesma quantidade.

- As mudanças nas idades mais jovens e mais avançadas tiveram um efeito maior? Você pode preencher a Tabela AD 2.1 para obter os dados para este exercício.

Passo 4: Plote um gráfico da relação entre a taxa de crescimento populacional na distribuição etária estável e a fecundidade na idade de 2 anos e de 3 anos, deixando todas as outras variáveis constantes.

Estas relações mostram a sensibilidade do crescimento da população às mudanças nos parâmetros da tábua de vida. Por exemplo, a inclinação das retas no seu gráfico é sensível ao crescimento populacional com respeito à mudança na fecundidade nas idades de 2 e 3 anos ($d\lambda/db_2$ e $d\lambda/db_3$).

- São elas estritamente linhas retas? Se não, onde você avaliaria a inclinação para obter as sensibilidades?

- Como poderiam os conservacionistas usar este tipo de análise de sensibilidade para identificar períodos críticos nas vidas dos organismos em termos de seus efeitos sobre o crescimento populacional?

- A planilha contém colunas para calcular a sobrevivência dos indivíduos recém-nascidos para cada idade e o produto da fecundidade em cada idade vezes a sobrevivência até aquela idade (veja anteriormente). A soma da coluna $l_x b_x$ é chamada de taxa reprodutiva líquida (R_0). Expresse em palavras o que esta taxa representa. Pode você ver qualquer relação entre o valor de R_0 e a taxa de crescimento da população?

- Se você fosse um gestor preocupado com a população ameaçada de galinhas-da-pradaria no sudoeste do Kansas, como determinaria se deve investir no aumento da sobrevivência dos ovos e pintinhos (portanto aumentando a fecundidade anual) ou na redução da mortalidade das aves adultas durante o inverno (talvez via alimentação suplementar durante o mau tempo ou criando *habitats* protegidos)?

TABELA AD 2.1 Dados para o efeito de mudar a fecundidade na taxa de crescimento populacional

Fecundidade b_2	Taxa de crescimento populacional λ	Fecundidade b_3	Taxa de crescimento populacional λ
1,5		1,5	
2		2	
2,5		2,5	
3		3	
3,5		3,5	

CAPÍTULO 12

Dinâmica Temporal e Espacial das Populações

A cultura de muitos países nas altas latitudes do norte inclui histórias de variações dramáticas nas populações de mamíferos locais. Os lemingues, cujos números alternam entre a escassez e proporções epidêmicas, são os mais famosos destes. As "pragas" de lemingues ocorrem aproximadamente a cada 4 anos, em cujo período suas densidades extremamente altas disparam movimentos maciços de dispersão que lembram as migrações de gafanhotos. Alguns desses movimentos terminam na borda do mar, onde as colunas da frente são empurradas para a água pelas de trás, inspirando a lenda de que eles cometem suicídio para reduzir a densidade de suas populações. Naturalmente, seu comportamento não é suicida nem altruísta, mas somente um resultado infeliz de uma superpopulação severa.

Muitas populações flutuam, variando entre números altos e baixos, mais ou menos periodicamente. O ecólogo Charles Elton foi o primeiro a voltar a atenção da comunidade científica para a regularidade de alguns ciclos populacionais em 1924. Durante séculos, contudo, estes ciclos têm sido evidentes para naturalistas, caçadores e outros observadores das variações nas espécies economicamente importantes.

Do fim do século 17 até o fim do 18, a realeza dinamarquesa transportou falcões-gerifalte dos territórios dinamarqueses na Islândia para Copenhague e os distribuiu como presentes diplomáticos para as cortes da Europa. A falcoaria era um passatempo popular entre a realeza europeia naquela época, e o falcão-gerifalte, o maior e um dos mais belos, era especialmente valorizado (Fig. 12.1). As aves eram normalmente capturadas por armadilhas colocadas em seus ninhos, suspensos nas bordas de altos penhascos. Os registros mantidos entre 1731 e 1793 do número de gerifaltes exportados da Dinamarca mostram ciclos de 10 anos de notável regularidade (Fig. 12.2). Após 1770, os números exportados declinaram, e as flutuações não eram tão aparentes, principalmente porque a falcoaria já tinha se tornado uma atividade menos popular e a demanda por aves poderia ser satisfeita mesmo durante os anos de baixas populações.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A flutuação é a regra para as populações naturais
- A variação temporal afeta a estrutura etária das populações
- Os ciclos populacionais resultam de retardos de tempo na resposta das populações às suas próprias densidades
- As metapopulações são subpopulações discretas conectadas pelo movimento de indivíduos
- Os eventos fortuitos podem levar pequenas populações à extinção

FIG. 12.1 O gerifalte tem sido um favorito entre os falcoeiros por séculos. Fotografia de J. Krimmel/Cornell Laboratory of Ornithology.

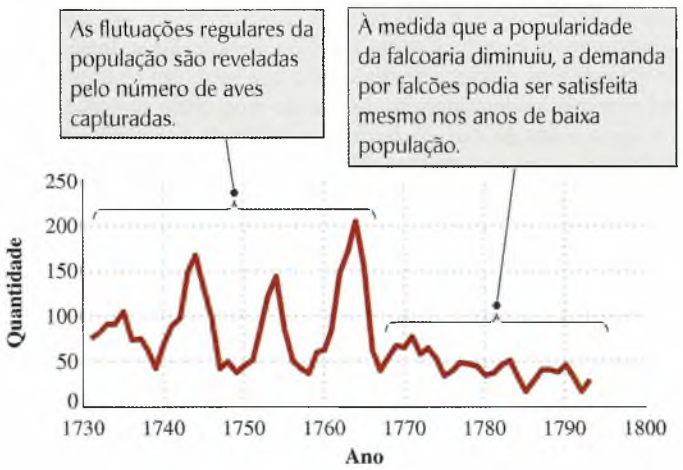


FIG. 12.2 O número de gerifaltes exportados da Islândia para a Dinamarca entre 1731 e 1770 reflete os ciclos populacionais. De Ó. K. Nielsen e G. Pétursson, *Wildlife Biol.* 1:65–71 (1995).

Sob a influência dos fatores dependentes da densidade, as populações tendem a aumentar ou diminuir em direção a um tamanho de equilíbrio, determinado pela capacidade de suporte do ambiente. Contudo, também sabemos que o tamanho das populações pode variar muito ao longo do tempo. Dois tipos de fatores causam a flutuação das populações. Primeiro, as taxas de natalidade e mortalidade respondem às mudanças nas condições ambientais, como temperatura, umidade, salinidade, acidez e outros fatores físicos. As condições ambientais podem afetar estas taxas diretamente, influenciando o desempenho dos indivíduos, ou indiretamente, alterando o suprimento de comida. Segundo, a variação no tamanho pode resultar de características intrínsecas da própria população. Alguns sistemas biológicos são inerentemente instáveis e tendem a desenvolver oscilações.

As condições ecológicas variam tanto no tempo quanto no espaço, criando diferenças na dinâmica da população de um lugar para o outro e mudanças na dinâmica populacional com o tempo. Quando a distância isola subpopulações uma da outra, elas podem flutuar independentemente. Mudanças numa população inteira são a soma das mudanças em todas as suas subpopulações, mas como a dinâmica de populações grandes e pequenas difere, populações subdivididas possuem características únicas.

Neste capítulo, discutiremos as causas da variação no tamanho das populações, exploraremos como esta variação afeta as pequenas e as grandes populações e examinaremos as consequências da migração entre as subpopulações. A dinâmica das pequenas populações e das metapopulações vem se tornando crescentemente relevante, à medida que muitas espécies mínguam em direção à extinção e que as atividades humanas particionam os *habitats* em fragmentos ainda menores e mais isolados.

A flutuação é a regra para as populações naturais

A variação na densidade de uma população depende de dois fatores mencionados acima: a magnitude da flutuação no ambiente e a estabilidade intrínseca da população. Algumas populações tendem a permanecer relativamente estáveis durante longos períodos. Uma vez que o carneiro doméstico se estabeleceu na Tasmânia, uma grande ilha ao lado da costa da Austrália, sua população variou irregularmente entre 1.230.000 e 2.250.000 — por menos do que um fator de 2 — durante quase um século (Fig. 12.3). Sabemos disto porque os carneiros eram, e são ainda, importantes para a economia da Tasmânia, e seus números foram cuidadosamente registrados. Mais ainda, muito da variação em seus números pode ser atribuído às mudanças nas práticas de pastagem, mercados para lã e carne e manejo de pasto.

Em forte contraste, as populações de organismos pequenos de vida curta podem flutuar violentamente por várias ordens de grandeza em curtos períodos de tempo. As populações das algas verdes e das diatomáceas que constituem o fitoplâncton

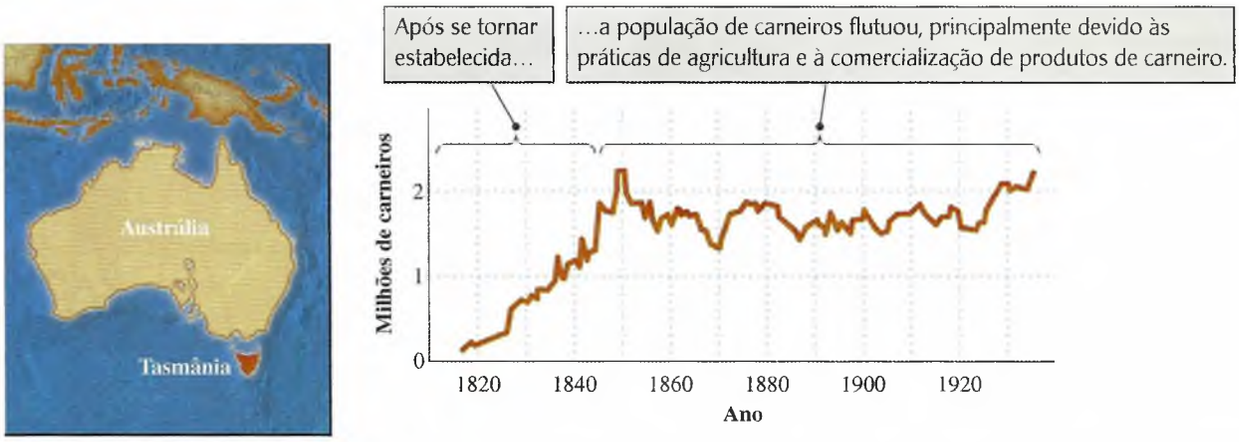


FIG. 12.3 Os carneiros domésticos na Ilha da Tasmânia mantêm uma população relativamente estável. Os carneiros foram introduzidos na Tasmânia no início dos anos 1800. Após um aumento rápido até sua capacidade de suporte em menos de 30 anos, seus números só variaram por não mais que um fator de 2. Segundo J. Davidson, *Trans. R. Soc. S. Aust.* 62:342–346 (1938).

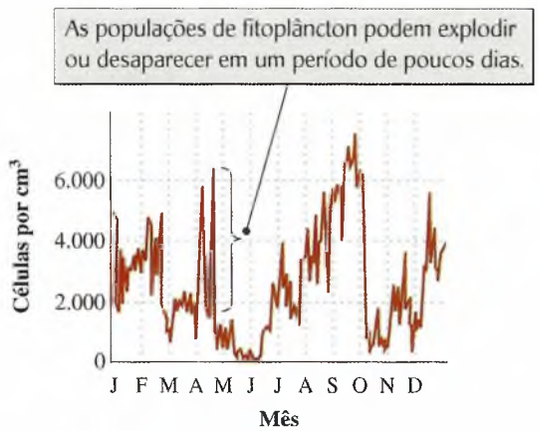


FIG. 12.4 Os tamanhos populacionais podem flutuar muito em curtos períodos de tempo. A densidade de fitoplâncton nas amostras de água tiradas do Lago Erie durante 1962 variaram não apenas ao longo do ano, mas também por curtos períodos de uns poucos dias ou semanas. Segundo C. C. Davis, *Limnol. Oceanogr.* 9:275–283 (1964).

podem inflar e desinflar em uns poucos dias ou semanas (Fig. 12.4). Estas flutuações rápidas se sobrepõem às mudanças que ocorrem em períodos mais longos, por exemplo, com a mudança das estações.

O que causa a diferença entre estas duas populações? Os carneiros e as algas diferem em sua sensibilidade às mudanças ambientais e nos tempos de respostas de suas populações. Como os carneiros são maiores, eles têm um poder maior de homeostase e podem resistir melhor aos efeitos fisiológicos das mudanças ambientais. Além disso, como os carneiros vivem por vários anos, a população em qualquer tempo inclui indivíduos nascidos durante um longo período, o que tende a suavizar os efeitos das flutuações de curto prazo na taxa de natalidade. Assim, as populações de carneiros possuem uma alta estabilidade intrínseca. As vidas dos fitoplânctons unicelulares duram somente uns poucos dias, tal que suas populações são substituídas rapidamente; em outras palavras, os indivíduos têm altas taxas de mortalidade e são rapidamente substituídos na população por indivíduos jovens. Em consequência desta rápida **substituição** (*turnover*), o tamanho da população depende da reprodução continuada, que é sensível à disponibilidade de alimentos, predação e condições físicas. Consequentemente, as populações de fitoplâncton são intrinsecamente instáveis e demonstram completamente o efeito de um ambiente caprichoso.

As populações de espécies semelhantes que vivem no mesmo lugar normalmente respondem aos fatores ambientais de forma diferente. Por exemplo, as densidades de quatro espécies de mariposas, cujas larvas todas se alimentam de acículas de pinheiros, flutuam mais ou menos independentemente numa floresta de pinheiros na Alemanha (Fig. 12.5). Todas as populações variaram de três a cinco ordens de grandeza (de mil a cem vezes) em períodos irregulares em poucos anos. Além disso, os altos e baixos das quatro populações não coincidem. Essas observações sugerem que, mesmo embora todas as quatro espécies se alimentem da mesma árvore, suas populações são governadas independentemente por diferentes fatores, possivelmente parasitas ou patógenos especializados.

Algumas populações apresentam **ciclos periódicos** — isto é, os intervalos entre altos e baixos sucessivos são marcantemente regulares. Entre os fenômenos populacionais mais notáveis na natureza estão os ciclos periódicos de abundância de certos mamíferos e aves em altas latitudes, tais como os lemingues e os falcões-gerifalte descritos no início deste capítulo. As contagens anuais de três espécies de tetrazes,[1] durante um período de 20 anos em várias regiões da Finlândia, revelaram picos de abundância separados por períodos de 6 ou 7 anos (Fig. 12.6). Como no ciclo de 10 anos da população do falcão-gerifalte na Islândia, esta regularidade é distintamente não aleatória. Além disso, os ciclos periódicos das três espécies mostraram uma notável sincronia em grandes áreas. A causa de tais ciclos, e de sua sincronia, tem sido uma das questões mais interessantes e persistentes na ecologia.

[1]N.T.: Um tipo de ave, da família Phasianidae.

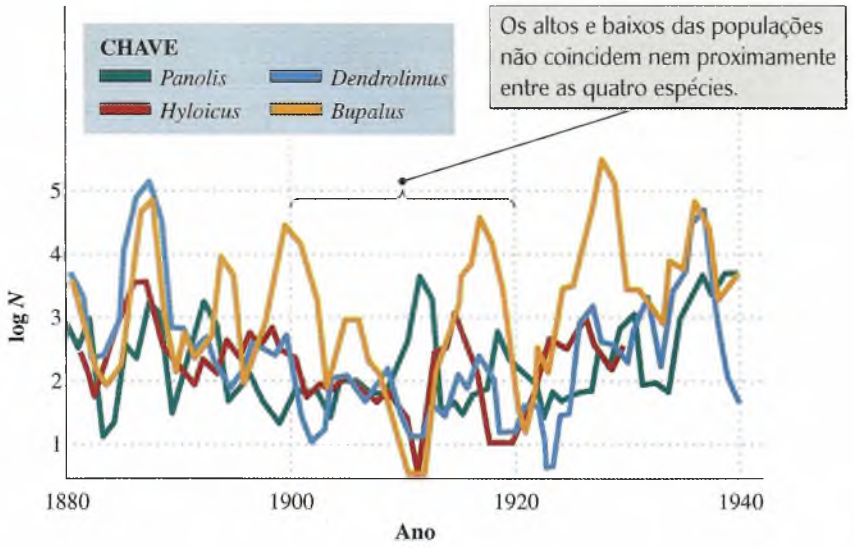


FIG. 12.5 As populações de quatro espécies de mariposas no mesmo *habitat* flutuam independentemente. Números de pupas ou larvas em hibernação numa floresta de pinheiros manejada na Alemanha foram registrados por 60 contagens consecutivas de meio inverno. Segundo G. C. Varley, *J. Anim. Ecol.* 18:117–122 (1949).

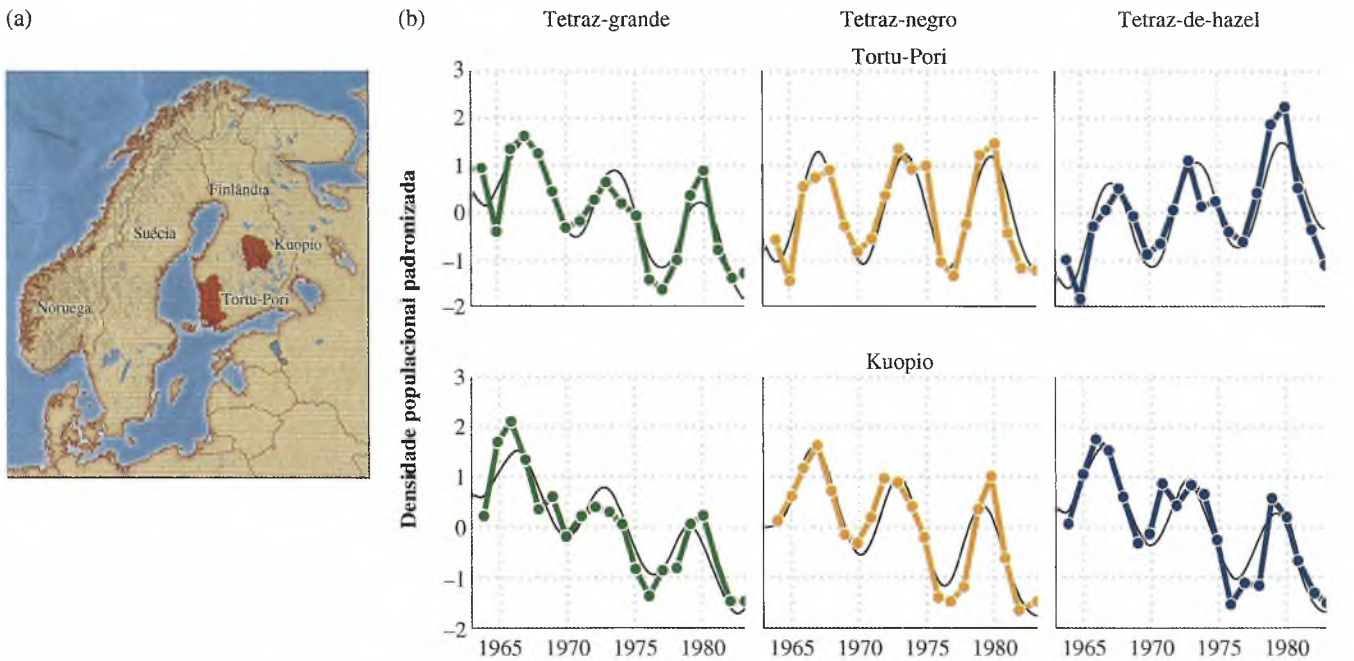


FIG. 12.6 Os ciclos populacionais do tetraz na Finlândia estão sincronizados entre as espécies e as áreas. Os ciclos e os números do tetraz-grande (*Tetrao urogallus*), do tetraz-negro (*T. tetrix*) e do tetraz-de-hazel ou galinha-do-mato (*Bonasa bonasia*) contados na região de Tortu-Pori do sudoeste da Finlândia e da região de Kuopio da Finlândia Central, de 1964 a 1983, podem ser sobrepostos quase exatamente. Segundo J. Lindström et al., *Oikos* 74:185–194 (1995).

A variação temporal afeta a estrutura etária das populações

A variação no tamanho das populações com o tempo normalmente deixa sua marca na estrutura etária da população. Como vimos no Capítulo 11, as mudanças na estrutura etária podem afetar a taxa do crescimento populacional. Os tamanhos das classes etárias também proporcionam uma história das mudanças populacionais no passado. Num exemplo clássico, a composição etária de amostras de capturas do peixe-branco comercial do Lago Erie (salmonídeo), para os anos de 1945–1951, mostra que durante 1947, 1948 e 1949 a maioria dos indivíduos capturados pertencia à classe etária desovada em 1944 (Fig. 12.7). Os biólogos estimaram a idade dos peixes através dos anéis de crescimento em suas escamas. Seus dados mostraram que 1944 foi um excelente ano de desova e recrutamento.[2] Assim, a coorte de 1944

[2]N.T.: Número de filhotes que sobrevivem até a maturidade.

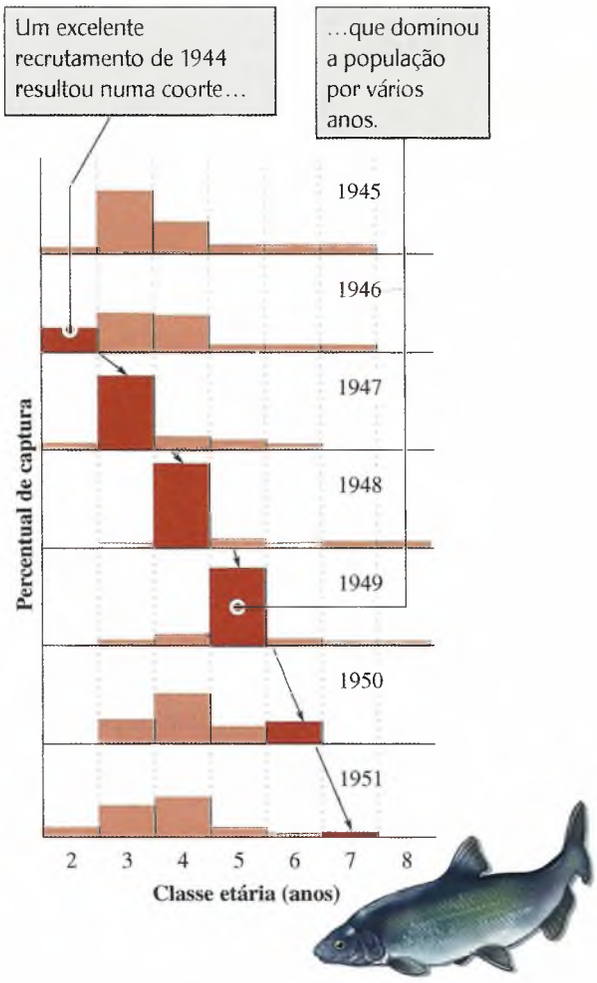


FIG. 12.7 A variação temporal no recrutamento pode ser evidente na estrutura etária de uma população. Amostras do peixe-branco comercial capturadas no Lago Erie entre 1945 e 1951 apontam que a coorte de peixes desovados em 1944 dominou a população por vários anos depois disso. Segundo G. H. Lawler, *J. Fish. Res. Bd. Can.* 22:1197–1227 (1965).

constituiu uma proporção atipicamente grande da população total durante os anos seguintes.

Analogamente, as estruturas etárias de bosques de árvores normalmente apresentam uma grande variação no recrutamento de ano para ano. Madeireiros estimam as idades das árvores em ambientes sazonais contando os anéis de crescimento no tecido lenhoso do tronco; sob condições normais, um anel é adicionado a cada ano. A composição etária de um bosque virgem de madeira, pesquisado próximo a Hearts Content, Pensilvânia, em 1928, mostrou que os indivíduos da maioria das espécies foram recrutados esporadicamente durante um período de quase 400 anos do registro (Fig. 12.8). Muitos carvalhos e pinheiros-brancos se estabeleceram entre 1620 e 1710, indubitavelmente após uma grande perturbação, possivelmente associada a uma seca severa e incêndios no ano de 1644. O fogo pode abrir uma floresta o bastante para permitir o assentamento de brotos de pinheiro-branco, que não toleram sombra forte. Por outro lado, a faia — uma espécie cujos brotos podem crescer sob um docel fechado — apresenta uma distribuição etária relativamente homogênea.

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS *Rastreando a Variação Ambiental.* As populações com taxas de crescimento de grande potencial acompanham as mudanças ambientais mais de perto do que aquelas com taxas de crescimento de potencial baixo. Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

Os ciclos populacionais resultam de retardos de tempo na resposta das populações às suas próprias densidades

Com exceção de ciclos diários e lunares (de maré), a variação ambiental tende a ser mais irregular do que regular. Como vimos no Capítulo 4, os anos de chuva abundante ou seca, calor ou frio extremo e desastres naturais como incêndios e furacões ocorrem imprevisivelmente. As respostas biológicas a estes fatores são analogamente irregulares. Por que, então, os tamanhos de muitas populações crescem e diminuem em ciclos periódicos (por exemplo, como na Fig. 12.6)? Durante muitos anos, os ecólogos acreditaram que tais ciclos deveriam ser causados por fatores ambientais extrínsecos que apresentam variação periódica semelhante. Um ciclo regular de 11 anos nas manchas solares era frequentemente citado para explicar ciclos populacionais das lebres-das-neves, mas o ciclo das manchas solares nunca combinou muito bem com o das lebres, e os ecólogos não puderam encontrar nenhum mecanismo que conectasse os dois.

A origem do ciclo populacional regular foi finalmente descoberta através de modelos matemáticos desenvolvidos nas décadas de 1920 e 1930, que mostraram que os ciclos refletem qualidades dinâmicas intrínsecas dos sistemas biológicos. Algumas populações sujeitas até mesmo a flutuações ambientais pequenas e randômicas começarão a **oscilar** para a frente e para trás em torno de seu ponto de equilíbrio. As populações têm uma periodicidade intrínseca, assim como um pêndulo tem uma frequência inerente de oscilar dependendo do seu comprimento. O momento imposto ao pêndulo pela aceleração da gravidade o carrega para além do ponto de equilíbrio e faz com que ele oscile para a frente e para trás no padrão regular. Analogamente, o *momentum* imposto a uma população por altas taxas de natalidade em baixas densidades pode fazê-la crescer rapidamente e ultrapassar sua capacidade de suporte. Então, as baixas taxas de sobrevivência em altas densidades fazem com que a população diminua abaixo da sua capacidade de suporte. Tais ciclos periódicos podem resultar de **retardos de tempo** nas respostas das taxas de natalidade e mortalidade às mudanças no ambiente.

Os retardos de tempo e as oscilações em modelos de tempo discreto

Modelos populacionais baseados na equação logística (veja Capítulo 11) têm sido usados para estudar os ciclos populacionais. Os retardos de tempo que fazem com que as populações oscilem são inerentes nos modelos de populações com gerações discretas. Nestes modelos de tempo discreto, o crescimento populacional ocorre em intervalos associados com os episódios de reprodução. Assim, a resposta de uma população às condições de um certo tempo não é expressada como uma mudança no número de adultos até o fim do próximo intervalo de tempo. Como a população responde por incrementos, ela não pode reajustar continuamente sua taxa de crescimento à medida que o tamanho se aproxima da capacidade de suporte. Assim, a população pode crescer (ou

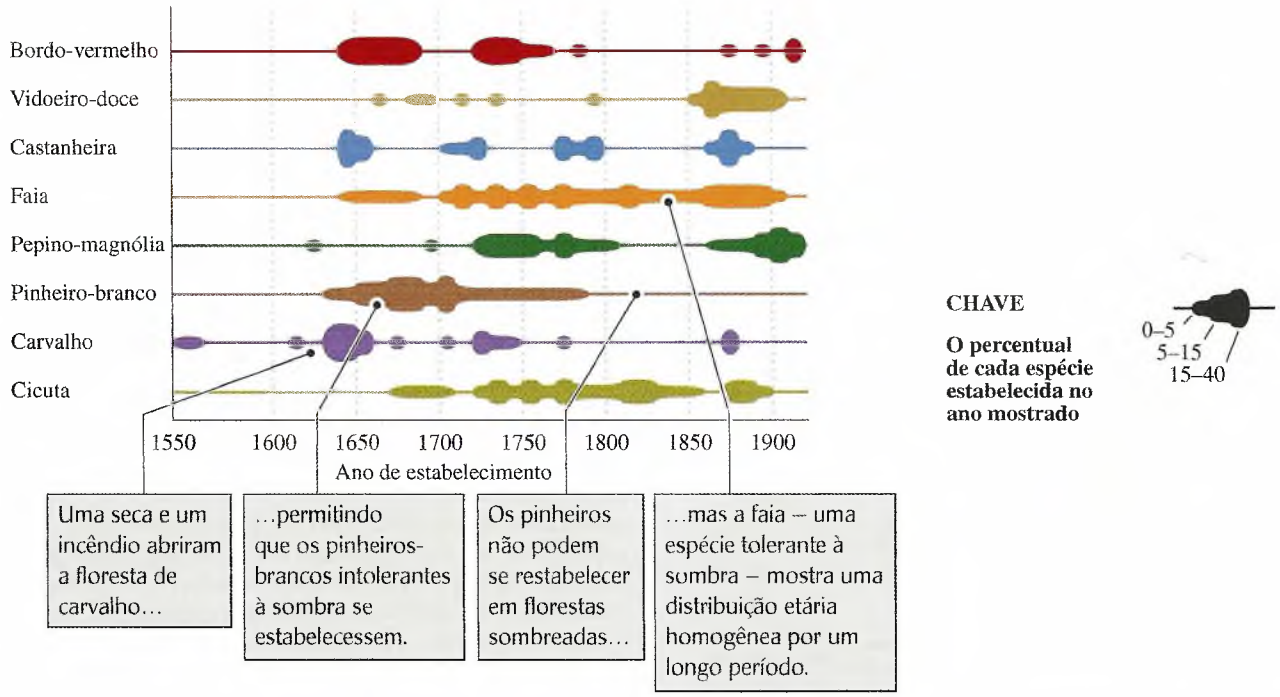


FIG. 12.8 A distribuição etária das árvores de florestas mostra os efeitos das perturbações no estabelecimento de plântulas. Estes dados foram coletados de Hearts Content, Pensilvânia, em 1928. A espessura de cada linha representa um percentual dos pinheiros-brancos no bosque que se estabeleceram em cada período de tempo. Segundo A. F. Hough e R. D. Forbes, *Ecol. Monogr.* 13:299–320 (1943).

encolher) para além de seu equilíbrio à medida que seu tamanho se aproxima da capacidade de suporte. Se, e quanto, tal população oscila em torno do equilíbrio depende de se o incremento de crescimento excede a diferença entre o tamanho da população e sua capacidade de suporte.

Num modelo de tempo discreto, a mudança no tamanho da população de um intervalo de tempo para o próximo é $\Delta N(t) = N(t + 1) - N(t)$. Agora, fazemos $\Delta N(t) = RN(t)$, onde R é o aumento proporcional ou decréscimo em N por unidade de tempo. Agora, vamos fazer R dependente da densidade por um fator de $1 - N(t)/K$, em cujo caso o incremento de mudança no tamanho da população de um intervalo para o próximo é $\Delta N(t) = RN(t)[1 - N(t)/K]$. Esta expressão pode ser rearrumada de modo mais conveniente para mostrar como a taxa de crescimento intrínseca da população pode causar ciclos periódicos:

$$\Delta N(t) = \frac{RN(t)}{K}[K - N(t)]$$

Agora, $K - N(t)$ é a diferença entre o tamanho da população e sua capacidade de suporte no tempo t. Quando $\Delta N(t)$ excede esta diferença, a população ultrapassará sua capacidade de suporte. Isto ocorre quando $RN(t)K$ é maior do que 1.

O valor de R pode ser usado para prever se a população oscilará (Fig. 12.9). Note como, à medida que $N(t)$ se aproxima da capacidade de suporte (K), a razão $N(t)/K$ se aproxima de 1 e $\Delta N(t)$ se aproxima de R vezes a quantidade pela qual a população está abaixo ou acima de K. Assim, quando R é menor do que 1, cada incremento de crescimento traz a população para mais próximo de K, mas não excede a capacidade de suporte. Analogamente, a população se aproximará da capacidade de suporte (K) diretamente, sem oscilação.

Quando R excede 1, mas é menor do que 2, uma população tenderá a ultrapassar seu ponto de equilíbrio, porque $\Delta N(t)$ é maior do que $K - N(t)$; no entanto, ela terminará mais próxima do ponto de equilíbrio do que estava antes. Assim, a população oscilará para a frente e para trás em torno de seu valor de equilíbrio, porém se aproximando dele a cada ciclo, até que por fim

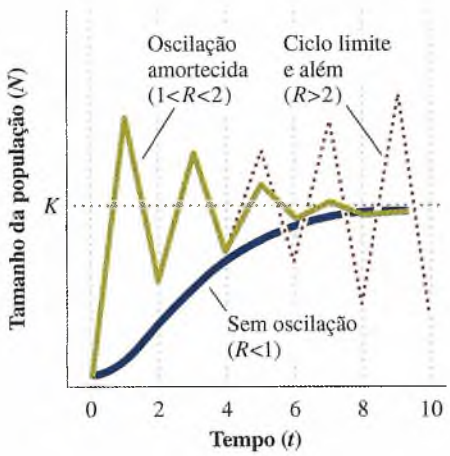


FIG. 12.9 Uma população pode adotar um de três padrões de oscilação. Num modelo de tempo discreto baseado na equação logística, o padrão de oscilação depende da taxa de crescimento *per capita* (R). Quando $R < 1$, a população volta sem flutuação para a capacidade de suporte. Quando $1 < R < 2$, a população apresenta oscilações amortecidas, que se tornam ciclos limites quando $R > 2$.

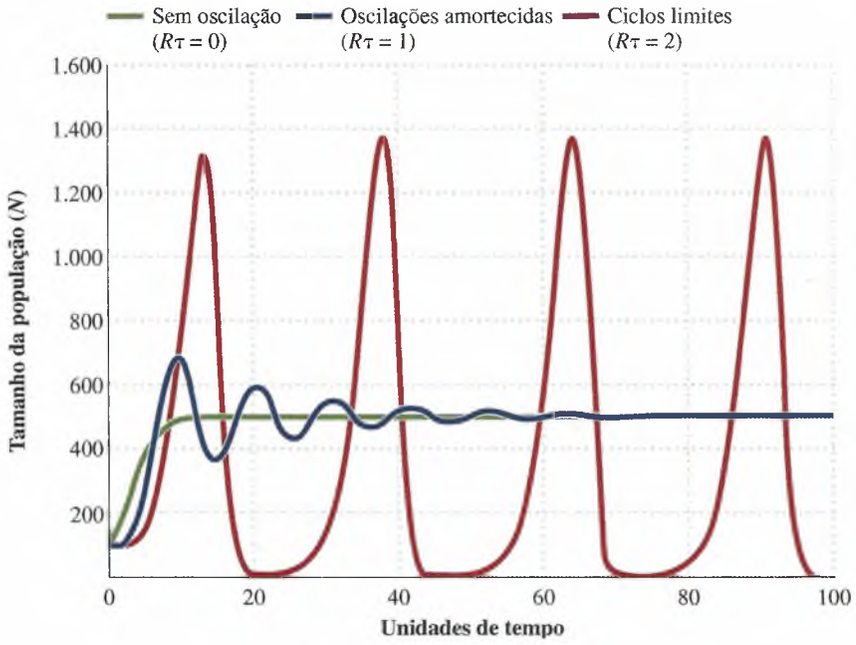


FIG. 12.10 Os retardos de tempo e a dependência de densidade criam oscilações no tamanho da população. Em modelos populacionais baseados na equação logística, aumentar os retardos de tempo (τ) na resposta do crescimento populacional à densidade resulta em oscilações de maior amplitude. Em todos estes modelos de tempo discreto, $R = 0{,}50$ e $K = 500$.

se estabilizará em K. Este comportamento é chamado de **oscilação amortecida**.

Quando R excede 2, a população pode terminar mais longe do seu ponto de equilíbrio a cada geração, e a oscilação tende a aumentar. A população pode, contudo, se estabelecer num novo padrão de equilíbrio de oscilações chamado **ciclo limite**, do qual seu tamanho salta para a frente e para trás entre valores altos e baixos. Com R aumentando acima de 2, estas oscilações podem se transformar em formas complexas e eventualmente imprevisíveis, denominadas de **caos**.

Os retardos de tempo e as oscilações em modelos de tempo contínuo

Os modelos de população de tempo contínuo não têm retardos internos na resposta de uma população ao seu ambiente. Em vez disso, os retardos de tempo resultam de períodos de desenvolvimento que separam episódios reprodutivos entre as gerações. Estes retardos de tempo podem criar ciclos populacionais quando as taxas de natalidade e mortalidade são uma resposta à densidade da população em algum tempo no passado, em vez de sua densidade no presente. Por exemplo, se uma disponibilidade baixa de recursos no passado provocou a sobrevivência de poucos filhotes, na época em que aqueles sobreviventes atingirem a idade de reprodução a população pode ter declinado, mesmo se os recursos forem plenos, por causa do baixo número de adultos reprodutores. O tamanho de tal intervalo de tempo é representado pelo símbolo τ (a letra grega minúscula tau).

Dos modelos de tempo contínuo baseados na equação logística, os intervalos de tempo podem ser indicados por

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)[1 - N(t - \tau)/K]$$

Assim, a taxa de crescimento de uma população no tempo t é uma resposta às taxas de natalidade e mortalidade influenciadas pela densidade em unidade de tempo τ no passado, quando a população poderia ter sido maior ou menor do que no tempo t.

Se o tamanho da população oscila, e como, depende do produto da taxa intrínseca de crescimento (r) e do retardo de tempo, ou $r\tau$. Altas taxas intrínsecas de crescimento e retardos de tempo longos aumentam a amplitude dos ciclos populacionais. As oscilações são amortecidas enquanto o produto $r\tau$ for menor do que $\pi/2$ (cerca de 1,6). Quando $r\tau$ é menor que 1/e (0,37), a população cresce ou decresce até a capacidade de suporte (K) sem ultrapassá-la, tal que o tamanho da população não oscila. Quando $r\tau$ é maior do que $\pi/2$, as oscilações aumentam para formar um ciclo limite, cuja amplitude cresce à medida que os retardos de tempo aumentam (Fig. 12.10). Por exemplo, em $r\tau = 2$, o tamanho populacional máximo é aproximadamente 3 vezes K, e em $r\tau = 2{,}5$ é aproximadamente 5 vezes K. Os períodos destes ciclos limites, medidos de um pico para outro, aumentam de cerca de 4τ para mais do que 5τ com $r\tau$ crescente. Assim, um ciclo populacional com período de 10 anos implicaria um retardo de tempo de cerca de 2 anos.

Os ciclos em populações de laboratório

Os ciclos populacionais observados em muitas culturas de laboratório de determinadas espécies têm proporcionado pistas sobre os mecanismos responsáveis pela criação dos retardos de tempo. Em um estudo, as populações da pulga-d'água *Daphnia magna* apresentaram oscilações marcantes quando desenvolvidas a 25°C, mas estas desapareceram a 18°C (Fig. 12.11). O período do ciclo em 25°C pareceu ser de um pouco mais de 60 dias, sugerindo um retardo de tempo da taxa de crescimento em resposta à densidade de cerca de 12–15 dias. A idade média na qual as pulgas-d'água se reproduzem a 25°C é cerca de 12–15 dias.

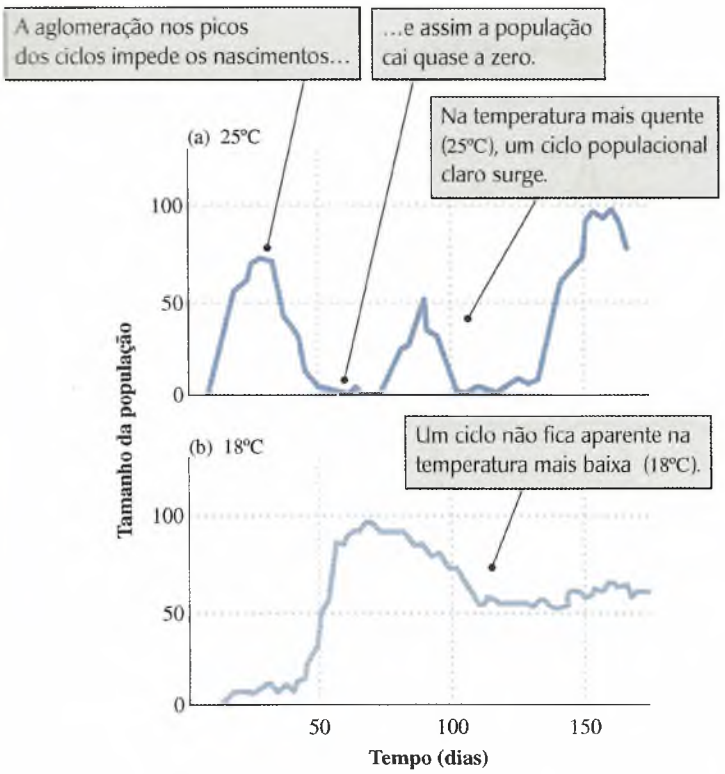


FIG. 12.11 As temperaturas quentes causaram os ciclos populacionais em *Daphnia magna*. As populações foram mantidas em (a) 25°C e (b) 18°C. Segundo D. M. Pratt, *Biol. Bull.* 85:116–140 (1944).

O retardo de tempo surgiu da seguinte forma. À medida que a densidade populacional aumentou, a fecundidade diminuiu, caindo quase a zero quando a população excedeu 50 indivíduos. A sobrevivência foi menos sensível à densidade, mesmo nas densidades mais altas, e os adultos viveram pelo menos 10 dias (um padrão semelhante àquele mostrado para as moscas-de-fruta na Fig. 11.17). Assim, a aglomeração no pico do ciclo impediu os nascimentos, e a população começou a despencar à medida que os adultos morriam. Pela época em que a densidade da população caiu o bastante para permitir a reprodução, a maioria dos adultos já eram senescentes, não reprodutores, e assim a população continuou a declinar. O início de uma nova fase de aumento populacional teve que esperar a acumulação de indivíduos jovens e fecundos. O tamanho do intervalo de tempo nas densidades altas foi de aproximadamente a duração de vida num adulto médio.

Na temperatura mais baixa, a reprodução caiu rapidamente com o aumento da densidade, e a duração de vida era mais longa do que aquela vista a 25°C em todas as densidades. As populações nas temperaturas mais baixas aparentemente não possuíam retardo de tempo, porque as mortes estavam mais homogeneamente distribuídas em todas as idades, e alguns indivíduos deram à luz mesmo nas densidades mais altas. Consequentemente, as gerações se sobrepuseram mais. Na temperatura mais alta, as pulgas-d'água se comportaram de acordo com o modelo de tempo discreto, com seu tempo de retardo interno de uma geração. Na temperatura mais baixa, elas se comportaram de acordo com um modelo de tempo contínuo, com pouco ou nenhum retardo de tempo. Assim, os retardos de tempo na resposta das taxas de crescimento populacionais de *Daphnia magna* à densidade estão conectados tanto ao tempo de desenvolvimento quanto à duração de vida.

O armazenamento de reservas alimentares por indivíduos pode reduzir a sensibilidade da mortalidade ao amontoamento e introduzir um retardo de tempo nas taxas de mortalidade. As reservas de energia e de nutrientes permitem aos adultos continuar a se reproduzir, mesmo após uma população densa ter sobreconsumido o suprimento de alimento. *Daphnia galeata*, uma espécie de pulga-d'água maior, armazena energia na forma de gotas de gordura durante os períodos de alta abundância alimentar (isto é, em densidades populacionais baixas). Ela pode então viver dessas reservas armazenadas quando os suprimentos de alimento mínguam nas densidades mais altas de população. As fêmeas também transferem energia para cada filhote através de gotas de gordura em seus ovos, dessa forma aumentando a sobrevivência das pulgas-d'água jovens e pré-reprodutivas sob condições de alimentação fraca. Por outro lado, a pulga-d'água menor *Bosmina longirostris* armazena menos gordura, tal que a mortalidade aumenta rapidamente em resposta a aumentos na densidade populacional. As consequências desta diferença para o crescimento populacional são previsíveis. Em um estudo, a *Daphnia* apresentou ciclos limites pronunciados, com período de 15 a 20 dias, enquanto as populações de *Bosmina* cresceram rapidamente até um ponto de equilíbrio. A taxa de aumento (r) nas populações de *Daphnia* foi cerca de 0,3 por dia. Com um período de ciclo de 15 a 20 dias, τ teria se situado entre 4 e 5 dias, e portanto $r\tau$ foi de cerca de 1,2–1,5. Como o valor de $r\tau$ foi menor do que $\pi/2$, os ciclos na população de *Daphnia* devem ter se amortecido por fim.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os retardos do tempo e as oscilações em populações de mosca-varejeira. Pequenas diferenças nas condições de cultura de laboratório ou nas histórias de vida das espécies podem quebrar o equilíbrio numa população que não oscila e em uma que mantém um ciclo limite. O entomologista australiano A. J. Nicholson, um pioneiro em manipulações experimentais de retardo de tempo em culturas de mosca-varejeira do carneiro (*Lucilia cuprina*), demonstrou dramaticamente a relação dos retardos de tempo nos ciclos populacionais.

Num conjunto de gaiolas populacionais, Nicholson proveu às larvas de mosca-varejeira 50 gramas de fígado ralado por dia, e forneceu aos adultos alimento ilimitado. O número de adultos na população ciclou de um máximo de cerca de 4.000 até um mínimo de 0 (em cujo ponto todos os indivíduos ou eram ovos ou larvas) num período de 30–40 dias (Fig. 12.12). Estas flutuações regulares foram causadas por um retardo de tempo nas respostas da fecundidade e mortalidade às densidades de adultos nas gaiolas. Nas densidades mais altas, os adultos puseram muitos ovos, resultando numa forte competição de larvas pelo suprimento de alimento limitado. Nenhuma das larvas que eclodiram dos ovos postos durante os picos de população adulta sobreviveu, principalmente porque não conseguiram crescer o bastante para se tornarem pupas. Portanto, grandes populações de adultos deram origem a ninhadas pequenas, e como os adultos vivem menos do que 4 semanas, a população logo começou a declinar. Por fim, tão poucos ovos foram postos em qualquer dia que a maioria das larvas sobreviveu, e o tamanho da população adulta voltou a crescer.

O modelo logístico de retardo de tempo com a $r\tau = 2{,}1$ proporciona um bom ajuste para as oscilações observadas nestas populações de moscas-varejeiras. Este valor prevê que a razão do tamanho máximo de população para a capacidade de supor-

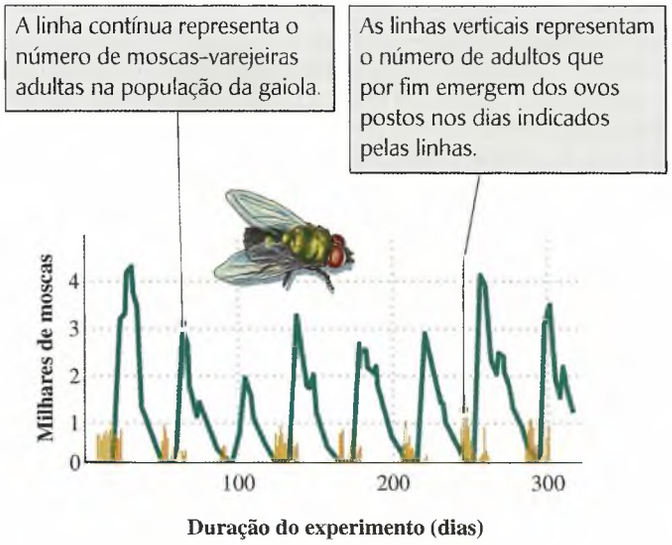


FIG. 12.12 A introdução de retardos de tempo resulta em ciclos populacionais regulares. Limitar o suprimento de alimento disponível para as larvas numa população de laboratório de moscas-varejeiras do carneiro (*Lucilia cuprina*) causou um retardo de tempo nos efeitos dependentes da densidade nos números da população e resultou em ciclos populacionais regulares. As larvas foram providas com 50 gramas de fígado por dia; os adultos tiveram suprimentos ilimitados. Segundo A. J. Nicholson, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:153–173 (1958).

FIG. 12.13 A eliminação de retardos do tempo resulta na eliminação de ciclos populacionais. Limitar o suprimento de alimento disponível para os adultos removeu o retardo de tempo e eliminou as flutuações na população da mosca-varejeira do carneiro. O experimento foi semelhante em todos os outros aspectos, com exceção daquele mostrado na Fig. 12.12. Segundo A. J. Nicholson, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:153–173 (1958).

te ($N/K = e^{r\tau}$) deveria ser de 8,2, e que o período de ciclo deveria ser de $4{,}5\tau$. O experimento claramente revela que os fatores dependentes da densidade não elevaram as taxas de mortalidade de adultos prontamente à medida que a população cresceu, mas foram sentidos uma semana ou tanto mais tarde quando sua progênie eram larvas. A mortalidade de larvas não se expressou ela própria no tamanho da população adulta até que aquelas larvas tivessem emergido como adultas cerca de 2 semanas após os ovos serem postos. Como na população de *Daphnia* mantida numa alta temperatura, a aglomeração na população de moscas-varejeiras criou gerações discretas não sobrepostas, com um retardo de tempo intrínseco (τ) igual ao período de desenvolvimento larval, cerca de 10 dias.

A hipótese de que os retardos de tempo em resposta às taxas de crescimento para densidade de população causaram ciclos populacionais pode ser testada diretamente pela eliminação dos retardos de tempo — isto é, fazendo os efeitos deletérios da alta densidade serem sentidos imediatamente. Nicholson fez isto ajustando a quantidade de alimento provida para suas moscas de tal forma que a disponibilidade de alimento limitasse os adultos tão severamente quanto o fez para as larvas. As moscas adultas exigem proteínas para produzir ovos. Restringindo a quantidade de fígado disponível para os adultos a 1 grama por dia, Nicholson reduziu a produção de ovos ao nível determinado pela disponibilidade de fígado. Sob estas condições, o recrutamento de novos indivíduos na população foi determinado mais no estágio de deposição de ovos do que no estágio larval posterior, e a maioria das larvas sobreviveu. Consequentemente, as flutuações na população subsistiram (Fig. 12.13).

Vimos que tanto o tempo de desenvolvimento quanto o armazenamento de nutrientes podem adiar as mortes para um ponto posterior do ciclo de vida ou simplesmente para mais tarde, criando retardos de tempo em resposta à densidade. Por outro lado, a fecundidade pode responder às mudanças na densidade populacional com pouco retardo quando os adultos produzem ovos rapidamente dos recursos acumulados num tempo curto. As populações capazes de ajustar rapidamente as taxas de natalidade não deveriam apresentar oscilações marcantes.

Uma população no seu ponto de equilíbrio permanecerá lá até que seja perturbada por alguma influência externa, seja uma mudança na capacidade de suporte (K) ou uma mudança catastrófica no tamanho da população (N). Uma vez deslocada de seu equilíbrio, uma população pode se mover em direção a um ciclo limite estável, dependendo da natureza do retardo de tempo e do tempo de resposta. Por outro lado, pode voltar para o seu equilíbrio diretamente ou através de oscilações amortecidas. Os ciclos populacionais podem ser reforçados através de interações com outras espécies — presas, predadores, parasitas, até mesmo competidores — que têm taxas semelhantes de resposta às mudanças na densidade populacional, como veremos nos capítulos seguintes.

As metapopulações são subpopulações discretas conectadas pelo movimento de indivíduos

As áreas de *habitat* com os recursos necessários e condições para uma população persistir são chamadas de **fragmentos de *habitat***, ou simplesmente **fragmentos**. Os indivíduos de uma espécie que vivem num fragmento de *habitat* constituem uma *subpopulação*. Como vimos no Capítulo 10, as áreas de *habitat* inadequado normalmente separam fragmentos de *habitat*; os indivíduos podem se mover através destas áreas ocasionalmente, mas não podem persistir nelas. O conjunto de subpopulações discretas conectadas pelo movimento ocasional de indivíduos entre elas é denominado de uma **metapopulação** (Fig. 12.14). O conceito de metapopulação tem se tornado uma das mais importantes ferramentas da ecologia para compreender a dinâmica das espécies vivendo em *habitats* fragmentados. Assim, à medida que atividades humanas como o desmatamento de florestas, a construção de estradas e outras geram fragmentos de diferentes tipos de *habitats*, os modelos de metapopulação nos ajudam a

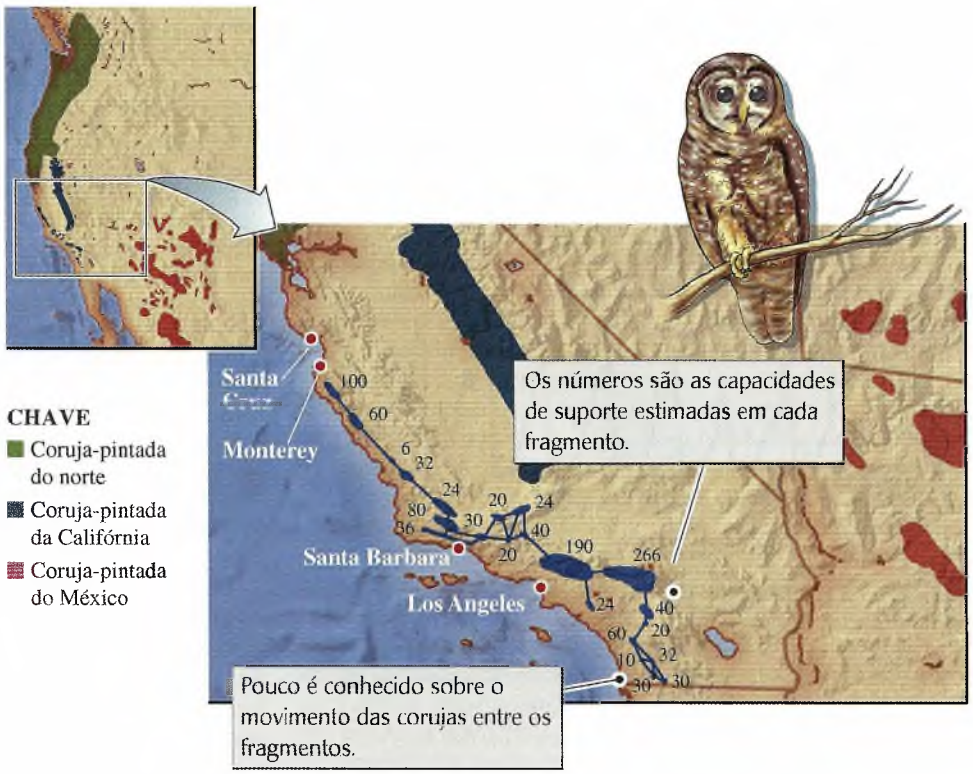


FIG. 12.14 Uma metapopulação é um conjunto de subpopulações discretas com uma dinâmica parcialmente independente. As corujas-pintadas do sul da Califórnia estão distribuídas como uma metapopulação nos fragmentos de *habitat* de floresta antiga nas montanhas do sul da Califórnia. Em qualquer tempo, alguns fragmentos são ocupados, enquanto outros não. De W. S. Lahaye, R. J. Gutiérrez, e H. R. Akçakaya, *J. Anim. Ecol.* 63:775–785 (1994).

manejar e conservar as populações que não podem se mover livremente através de uma paisagem fragmentada.

Dois conjuntos de processos contribuem para a dinâmica das metapopulações. O primeiro é o crescimento e a regulação das subpopulações nos fragmentos — processos que já discutimos no Capítulo 11. O segundo é a colonização de fragmentos vazios por indivíduos migrando para formar novas subpopulações e a extinção de subpopulações estabelecidas.

Como as subpopulações são tipicamente muito menores do que a metapopulação como um todo, as catástrofes locais e flutuações ao acaso nos números dos indivíduos têm efeitos maiores na sua dinâmica populacional. De fato, quanto menor uma subpopulação, maior sua probabilidade de extinção durante um determinado tempo. Quando os indivíduos se movem frequentemente entre as subpopulações, contudo, tais flutuações são amortecidas, e as mudanças no tamanho da subpopulação espelham aquelas da metapopulação. Assim, uma taxa alta de migração transforma a dinâmica da metapopulação em uma dinâmica de uma única grande população.

No outro extremo, quando nenhum indivíduo se move entre as subpopulações, as subpopulações em cada fragmento se comportam independentemente. Quando aquelas subpopulações são pequenas, elas têm altas probabilidades de extinção, como veremos abaixo, tal que a população total pode gradualmente se extinguir à medida que uma subpopulação após a outra desaparece.

Nos níveis intermediários de migração, alguns fragmentos desocupados pela extinção de uma subpopulação serão colonizados novamente. Sob tais circunstâncias, toda a metapopulação existe como um mosaico se deslocando de fragmentos ocupados para desocupados. Esse mosaico tem sua própria dinâmica e propriedades de equilíbrio, que podem ser compreendidas em termos de um único modelo de metapopulação.

O modelo básico de dinâmica de metapopulação

Considere uma população dividida em subpopulações discretas. Assumimos que, num dado intervalo de tempo, cada subpopulação tem uma probabilidade de se extinguir, que representaremos com a letra e. Portanto, se p é a fração de fragmentos de *habitat* adequados ocupados por subpopulações, então elas se extinguirão na taxa ep. A taxa de colonização de fragmentos vazios depende da fração de fragmentos que estão cheios $(1 - p)$ e da fração de fragmentos que enviam colonizadores em potencial (p). Assim, podemos expressar a taxa de colonização numa metapopulação, como um todo, como uma única constante de taxa única c vezes o produto $p(1 - p)$. A taxa de ocupação de fragmento sob este modelo é portanto

$$\frac{dp}{dt} = \underset{\text{[colonização]}}{cp(1-p)} - \underset{\text{[extinção]}}{ep}$$

Uma metapopulação atinge o tamanho de equilíbrio quando a colonização se iguala com esta ação, isto é, quando $cp(1 - p) = ep$. Esta expressão pode ser rearrumada para expressar a proporção de fragmentos ocupados num equilíbrio de metapopulação,

$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c}$$

A proporção de equilíbrio de fragmentos ocupados é indicada pelo pequeno acento circunflexo (^) sobre a letra p. O equilíbrio é estável porque quando p está abaixo do ponto de equilíbrio, a colonização excede a extinção, e vice-versa.

Este modelo simples mostra a importância crítica das taxas relativas de extinção e colonização (e/c). Quando $e = 0$, $\hat{p} = 1$,

e todos os fragmentos estão ocupados, porque todos estão por fim colonizados e nenhuma das subpopulações desaparece (isso não significa que as metapopulações nos fragmentos cessam de variar, somente que elas são grandes ou estáveis o bastante para não sofrer extinção). Quando $e = c$, $\hat{p} = 0$, e a metapopulação caminha para a extinção. Os valores intermediários de e — isto é, maior que 0 mas menor que c — resultam num mosaico mutante de fragmentos ocupados e desocupados. Assim, quando a taxa de colonização excede a de extinção, a fração de fragmentos ocupados atinge um ponto de equilíbrio entre 0 e 1. Quando a extinção excede a colonização, a fração de fragmentos ocupados declina até zero, e toda a metapopulação se extingue. Este padrão torna clara a importância de se evitar que os fragmentos de *habitat* se tornem isolados demais ou, alternativamente, manter corredores de migração entre os fragmentos numa paisagem manejada.

O modelo delineado acima retrata uma metapopulação altamente simplificada, na qual (1) todos os fragmentos são iguais, (2) as taxas de colonização e extinção para cada fragmento são as mesmas, (3) cada fragmento ocupado contribui igualmente para dispersão, (4) a colonização e a extinção em cada fragmento ocorrem independentemente dos outros fragmentos e (5) a taxa de colonização é proporcional à fração de fragmentos ocupados. Mais realisticamente, os fragmentos variam em tamanho, em qualidade de *habitat* e grau de isolamento dos outros fragmentos. Fragmentos maiores podem suportar populações maiores, que têm menores probabilidades de extinção. Fragmentos menores e mais isolados têm menos probabilidade de serem ocupados.

A Fig. 12.15 mostra a ocupação de pequenas ilhas, em dois lagos na Finlândia, por subpopulações do musaranho *Sorex araneus* e a ocupação de fragmentos de campo calcário na Inglaterra por subpopulações da borboleta *Hesperia comma.* As ilhas da Finlândia variam em tamanho de cerca de 0,1 a 1.000 ha, e em distância de outras ilhas ou da costa do lago por menos de 0,1 km até mais de 2 km. Os fragmentos de campo variam de cerca de 0,01 a 10 ha em área, e alguns foram há muito removidos de outros fragmentos de 10–100 km. As subpopulações de musaranhos foram sensíveis à área do fragmento, dado que poucos ocuparam ilhas menores que 1 ha. O isolamento do fragmento não exerceu um efeito marcante neste caso; os musaranhos pareceram colonizar ilhas mais distantes tão prontamente quanto as próximas. Para as borboletas, a área e a distância do fragmento influenciaram a ocupação, mas as distâncias entre os fragmentos eram muito maiores do que no estudo do musaranho.

Um dos estudos mais extensos de metapopulações foi conduzido pelo ecólogo finlandês Illka Hanski sobre a borboleta Glanville fritiliária (*Melitaea cinxia*) nas ilhas Åland da Finlândia. Hanski observou que as borboletas ocupavam fragmentos de pradarias secas nas ilhas, mas que, de cerca de 1.600 *habitats* adequados, somente 30% eram ocupados a cada tempo. Na área de estudo como um todo, a ocupação de fragmentos era mais alta nas áreas com fragmentos maiores e mais numerosos, como seria esperado. Esta visão pontual e estática da ocupação dos fragmentos, contudo, não revela a dinâmica da metapopulação: a extinção de subpopulações e subsequente recolonização dos fragmentos vazios.

Num experimento, Hanski e seus colegas introduziram populações da borboleta em 10 de 20 fragmentos de *habitat* adequado em ilhas pequenas isoladas de Sottungia, que previamente não tinham esta espécie de borboleta, em agosto de 1991. Durante 10 anos, o número de extinções variou entre 0 e 12 por ano, e o número de colonizações, entre 0 e 9. O número de subpopulações começou em 10, caiu para um valor tão baixo quanto 2, e aumentou para até 14, terminando a década em 11. Embora a taxa de substituição de subpopulações seja alta, e nenhuma das

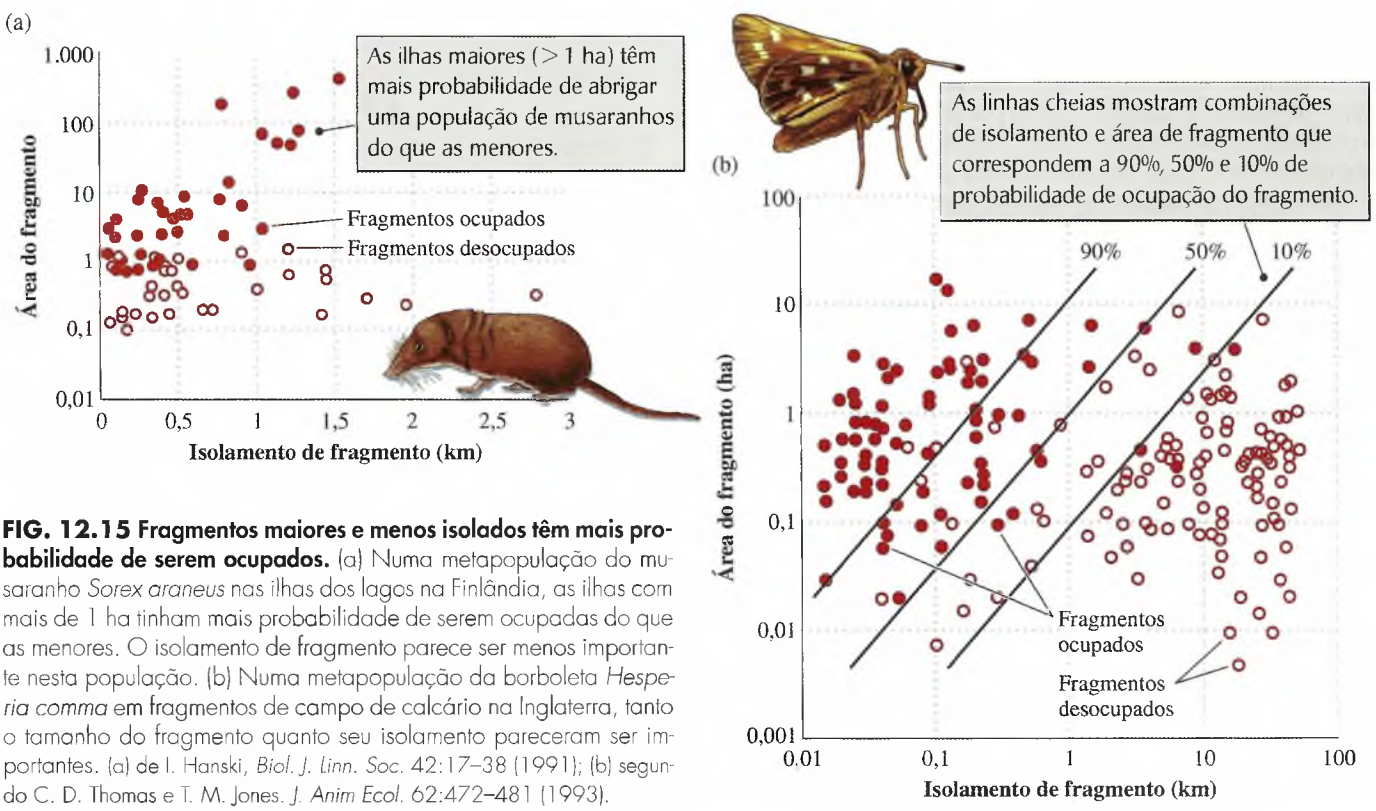


FIG. 12.15 Fragmentos maiores e menos isolados têm mais probabilidade de serem ocupados. (a) Numa metapopulação do musaranho *Sorex araneus* nas ilhas dos lagos na Finlândia, as ilhas com mais de 1 ha tinham mais probabilidade de serem ocupadas do que as menores. O isolamento de fragmento parece ser menos importante nesta população. (b) Numa metapopulação da borboleta *Hesperia comma* em fragmentos de campo de calcário na Inglaterra, tanto o tamanho do fragmento quanto seu isolamento pareceram ser importantes. (a) de I. Hanski, *Biol. J. Linn. Soc.* 42:17–38 (1991); (b) segundo C. D. Thomas e T. M. Jones. *J. Anim Ecol.* 62:472–481 (1993).

10 subpopulações originais tenha sobrevivido toda a década, a metapopulação como um todo persistiu.

O efeito de resgate

Do ponto de vista de uma metapopulação, um fragmento está ocupado ou vazio. Contudo, a probabilidade de que uma população se tornará extinta depende em alguma extensão do seu tamanho. A imigração de subpopulações grandes e produtivas pode evitar que subpopulações declinantes mínguem para números pequenos, e por fim se tornem extintas. Este fenômeno é conhecido como **efeito de resgate**. Claramente, a dispersão é crítica não apenas para os fragmentos vazios sendo colonizados, mas também para a manutenção de populações estabelecidas.

O efeito de resgate pode ser incorporado em modelos de metapopulação, especificando-se que a taxa de extinção (e) diminui à medida que a fração dos fragmentos ocupados (p) aumenta (isto é, com um maior número de fontes de migrantes, ou resgatadores). Em uma versão de um modelo de metapopulação como este, a taxa de variação na ocupação de fragmento devido à extinção se torna $dN/dt = -ep\ (1 - p)$. Esta expressão prevê que a proporção de fragmentos ocupados ($\hat{p}$) aumentará para 1 ou diminuirá para 0, dependendo das taxas relativas de colonização (c) e extinção (e). O efeito de resgate realça ainda mais a importância da conectividade de fragmentos para a persistência de metapopulações.

Os eventos fortuitos podem levar pequenas populações à extinção

As análises de metapopulações mostraram que as pequenas subpopulações têm mais probabilidade de desaparecer do que as grandes. O tamanho do fragmento, ele próprio, pode ser um fator, à medida que áreas menores — que sustentam poucos indivíduos — são ecologicamente menos diversas e com mais probabilidade de perder qualidade de *habitat* à medida que os fatores ambientais variam. Contudo, pequenas populações são também vulneráveis à extinção apenas por acaso ou azar, a despeito de mudanças nas condições ambientais. Os modelos de população que consideramos até agora assumem populações grandes e o uso de valores médios de taxas de natalidade e mortalidade válidos para todos os indivíduos indiferentemente. Tais modelos, cujos resultados podemos prever com certeza, são chamados de modelos **determinístas**. No mundo real, contudo, as variações aleatórias — as mortes num determinado período, ou a quantidade e sexo dos filhotes, por exemplo — podem influenciar o curso do crescimento populacional.

Os ecólogos reconhecem três tipos de aleatoriedade que afetam as populações. Primeiro, uma **catástrofe** imprevisível, tal como o surgimento de um predador ou doença infecciosa ou um fogo intenso, podem causar falha reprodutiva ou um alto preço de mortes por toda a população. O segundo tipo de aleatoriedade é a variação ambiental. Mudanças que ocorrem aleatoriamente nas condições físicas e outros fatores ambientais persistentemente influenciam as taxas de crescimento populacional e a capacidade de suporte do ambiente. O terceiro tipo de aleatoriedade é devido aos processos **estocásticos**, que podem causar variação no tamanho da população mesmo num ambiente constante. A morte de um indivíduo, por exemplo, é um evento ao acaso que tem alguma probabilidade de ocorrer durante um certo intervalo de tempo. O número de mortes na população como um todo, contudo, tem uma distribuição de probabilidade. Isto quer dizer que um processo de morte estocástica acontecendo repetidamente no mesmo modelo populacional produziria uma gama de resultados desde poucas até muitas mortes, apenas por acaso. O valor médio desta distribuição seria o número de indivíduos na população vezes a probabilidade de morte. O número real de mortes observado numa determinada população varia acima ou abaixo deste valor probabilista.

Jogar moedas é um outro exemplo de processo estocástico. Suponha que você repetidamente joga um conjunto de 10 moedas. Embora a probabilidade de dar cara seja de 50%, qualquer conjunto de tentativas poderia resultar em 6 caras, ou apenas 3. Quando o teste é repetido muitas vezes, a média dos resultados se estabiliza em 5 caras, mas muitas tentativas terminarão com 4 ou 6 caras, algumas menos produzirão 3 ou 7 caras, e resultados só com caras ocorrerão apenas uma vez em 1.024 tentativas, em média.

Os eventos probabilistas exercem sua influência mais fortemente em pequenas populações do que nas grandes. Se você repetidamente jogar um conjunto de 5 moedas, a probabilidade de obter 5 caras em uma tentativa é de 1 em 32, comparado com a chance muito menor de 1 em 1.024 de obter 10 caras num conjunto. Assim, se visualizarmos cada indivíduo numa população como uma moeda, e caras significarem morte, uma população de 5 indivíduos claramente tem uma probabilidade maior de extinção, apenas por acaso, do que uma população de 10 indivíduos.

Um modelo de população simples de tempo discreto ilustrará este ponto. Suponha que os adultos tenham uma probabilidade de 0,5 por ano de criar com sucesso um único filhote. Uma população de 10 indivíduos portanto deve produzir 5 filhotes por ano, em média, mas se o nascimento é um processo estocástico, o número real num determinado ano provavelmente será diferente deste valor. Qual será o efeito no crescimento populacional?

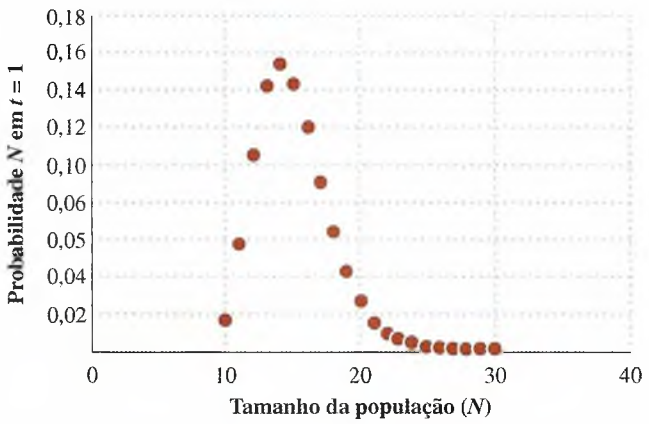


FIG. 12.16 Processos populacionais estocásticos produzem uma distribuição de probabilidade de tamanho de populações. Estão plotadas aqui as probabilidades de populações de tamanhos diferentes (N), segundo um intervalo de tempo, numa população que passa por um processo de nascimentos puros com tamanho inicial $N(0) = 10$, $B = 0,5$ e $\lambda = 1,5$. No modelo de tempo discreto, o valor máximo de N seria de 20 indivíduos: os 10 presentes no tempo 0 mais os 10 produzidos durante o primeiro intervalo de tempo. Este gráfico é baseado no modelo de tempo contínuo, no qual os jovens podem também dar à luz, e assim números maiores são possíveis. Segundo E. C. Pielou, *Mathematical Ecology*, Wiley, Nova York (1977).

Considere um processo de nascimento simples (sem mortes) no qual uma população cresce geometricamente de acordo com $N(t) = N(0)\lambda^t$. Agora suponha que, durante cada ano, os adultos produzam um único filhote com uma probabilidade de 0,5. Assim, $N(0) = 10$, $B = 0{,}5$ e $\lambda = 1{,}5$ (os 10 adultos presentes no tempo 0 permanecem vivos, mas cada adulto produz um único filhote com uma probabilidade de 0,5). Analogamente, uma população de 10 indivíduos aumentaria para 15 indivíduos, em média, após 1 ano, mas poderia também permanecer em 10 (se nenhum nascimento ocorrer) ou aumentar para 20 (se todos os adultos derem à luz), apenas por acaso (Fig. 12.16).

A extinção estocástica de pequenas populações

Diz-se que uma população sujeita a processos estocásticos no nascimento e na morte tem um **passo randômico**, significando que sua quantidade pode aumentar ou diminuir estritamente por acaso. Quando o tamanho de uma população dessas não responde às mudanças na densidade (um ponto a que voltaremos mais adiante), seu destino último é a extinção, independentemente de quanto seu tamanho possa aumentar nesse meio-tempo.

Cada população de qualquer modo passa por diversos períodos de azar com poucos nascimentos e muitas mortes. Os teóricos têm derivado expressões matemáticas para a probabilidade de que uma população se extinguirá num dado intervalo de tempo t. Por conveniência matemática, estes modelos usam uma abordagem de tempo contínuo e são, portanto, baseados na taxa de crescimento exponencial ($r = b - d$). Como seria de esperar, as grandes populações persistem mais do que as pequenas, em média. Além disso, a extinção chega mais cedo nas populações com taxas de substituição mais altas.

No modelo mais simples de extinção estocástica, b e d são iguais — isto é, os nascimentos equilibram as mortes, e a mudança média no tamanho da população é zero. Neste caso, a probabilidade de que uma população se tornará extinta no tempo bem pequeno $t[p_0(t)]$ diminui quando o tamanho da população cresce (N) e aumenta com um b maior (e d), o que indica uma substituição de população mais rápida. A probabilidade de extinção também aumenta com o tempo (t).

A relação de probabilidade de extinção num intervalo de tempo t para o tamanho da população N é mostrada na Fig. 12.17 para uma população na qual $b = d = 0{,}5$. Estes valores são razoáveis para a mortalidade adulta e para o recrutamento de uma população de vertebrados terrestres. Vemos, por exemplo, que para uma população com 10 indivíduos, a probabilidade de extinção é de 0,16 em 10 anos e 0,82 em 100 anos; a extinção se torna virtualmente certa (0,98) em 1.000 anos. Para uma população com um tamanho inicial de 1.000, a probabilidade de extinção é cerca de 0,13 em um milênio; se torna virtualmente certa (0,999, não mostrado) em um milhão de anos. Como regra geral, o tempo médio para extinção (quando metade de um conjunto de populações com estas características teria desaparecido) é $1{,}4\ N/b$.

A extinção estocástica com dependências de densidade

A maioria dos modelos de extinção estocástica não inclui mudanças dependentes da densidade nas taxas de natalidade e mortalidade. Naqueles que o fazem, a extinção se torna excessivamente rara, exceto nas populações menores, porque, à medida que a população cai abaixo de sua capacidade de suporte, as taxas de natalidade tipicamente aumentam e as de mortalidade diminuem. Esta resposta à densidade mais baixa aumenta muito a probabilidade de que uma pequena população em declínio começará a crescer em vez de diminuir mais. Analogamente, devemos considerar se os modelos estocásticos independentes da densidade são relevantes para as populações naturais. A resposta é que eles são, por diversas razões.

Primeiro, os padrões humanos de uso da terra e de fragmentação de *habitat* são tais que muitas espécies agora existem como coleções de subpopulações excessivamente pequenas, frequentemente tão isoladas que seu eventual desaparecimento não pode ser evitado por imigração de outras populações. Segundo, mudar as condições ambientais torna mais provável reduzir a fecundidade de populações aprisionadas em fragmentos isolados e de trazê-las ainda mais próximas do abismo da extinção. Terceiro, quando espécies ameaçadas competem por recursos com

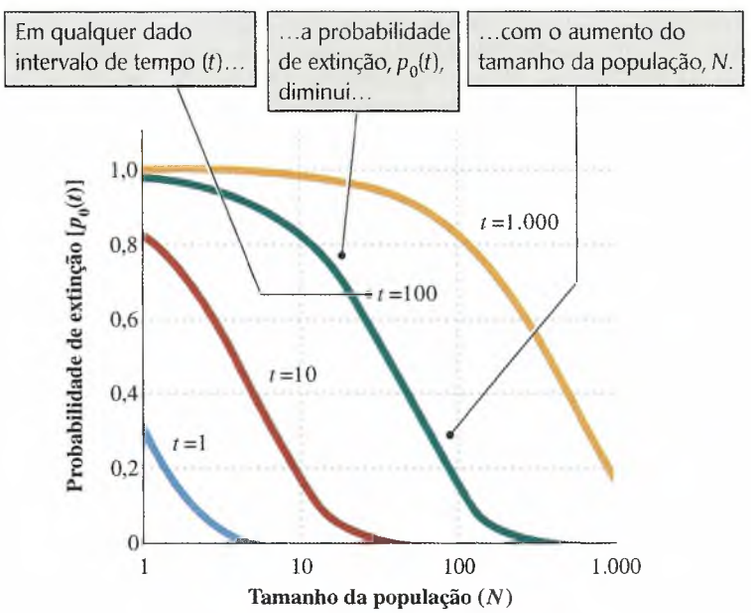


FIG. 12.17 A probabilidade de extinção estocástica aumenta com o tempo (t), mas diminui em função do tamanho inicial da população (N). Neste exemplo, as taxas de natalidade e mortalidade são iguais a 0,5. As funções são descritas por $p_0(t) = [bt/(1 + bt)]^N$.

outras, os competidores podem se apropriar de alimentos ou outros recursos adicionais que as espécies ameaçadas de outra forma obteriam por causa de sua baixa densidade. Neste caso, as populações de alta densidade de uma espécie podem deprimir pequenas populações de outras espécies, fazendo-as se comportarem como se elas fossem independentes da densidade. Finalmente, pequenas populações às vezes apresentam dependência de densidade positiva em vez de negativa, devido ao cruzamento e dificuldade de localizar parceiros (o efeito Allee), e assim seus números podem declinar até mais rapidamente.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 3 *A Extinção Estocástica com Taxas de Crescimento Populacional Variáveis.* A variação no tamanho da população reduz o tempo esperado para a extinção de uma população. Você encontrará este módulo no final deste capítulo.

Tamanho e extinção de populações naturais

Quando as populações mínguam, tornam-se mais suscetíveis à extinção, especialmente em pequenas ilhas. As populações de pequenas ilhas são restritas geograficamente e raramente alimentadas por imigração. De fato, a extinção ocorre tão frequentemente em pequenas ilhas que podemos determinar sua probabilidade dos registros históricos. Estes dados confirmaram as previsões teóricas de modelos de extinção estocástica. Por exemplo, as listas compiladas em 1917 e em 1968 para aves nas ilhas do canal ao lado da costa do sul da Califórnia revelaram diversas extinções de populações insulares durante o intervalo de 51 anos entre os censos. Sete de 10 espécies desapareceram da ilha de Santa Bárbara (3 km^2 de área), mas somente 6 de 36 espécies desapareceram da ilha de Santa Cruz, que é maior (249 km^2). (Novos colonizadores de diferentes espécies substituíram algumas das espécies que se extinguiram em cada ilha.) Numa base anual, estes números de extinção podem ser expressados como 1,7% e 0,1% da avifauna por ano, respectivamente. Neste caso, a taxa de extinção e o tamanho da ilha estavam claramente inversamente correlacionados.

Os desaparecimentos de populações de ilhas isoladas dramatizam o papel da extinção de subpopulações na dinâmica das metapopulações. A taxa de extinção de subpopulações, que influencia o número de fragmentos ocupados em equilíbrio, depende do número de indivíduos numa subpopulação e assim do tamanho do fragmento que ocupa. Estas considerações realçam a interação da dinâmica espacial e temporal nos processos populacionais e nos lembram que devemos compreender a estrutura espacial das populações se queremos manejá-las de forma inteligente.

RESUMO

1. A maioria das populações flutua em números, seja em resposta às variações no ambiente, seja porque suas características intrínsecas as tornam instáveis. As populações de espécies com corpos maiores e vidas mais longas tendem a responder menos rapidamente às mudanças em seus ambientes.

2. A estrutura etária de uma população frequentemente indica variações no recrutamento com o tempo. Por exemplo, os brotos de certas espécies de árvores tendem a se estabelecer em florestas principalmente após uma grande perturbação.

3. Modelos de tempo discreto de populações dependentes da densidade mostram que os tamanhos de algumas populações tendem a oscilar quando perturbadas. O comportamento da população depende da taxa de aumento proporcional (R) por unidade de tempo. Para R entre 0 e 1, o tamanho de uma população se aproxima do equilíbrio (K) sem oscilação. Quando R fica entre 1 e 2, o tamanho da população executa oscilações amortecidas e por fim se estabiliza em K. Quando R excede 2, as oscilações no tamanho aumentam em amplitude até que um ciclo limite estável seja atingido ou a população flutue irregularmente (caos).

4. Modelos de tempo contínuo predizem ciclos populacionais quando há retardos de tempo nas respostas dependentes da densidade às variações no ambiente. Estas populações não apresentam oscilação quando o produto da taxa intrínseca de aumento (r) e o retardo de tempo (τ) se situa entre 0 e 1/e (0,37), apresentam oscilações amortecidas quando $r\tau$ é menor que $\pi/2$ (1,6) e ciclos limites com um período de 4τ ou mais quando $r\tau$ excede $\pi/2$.

5. Muitas populações de laboratório apresentam oscilações que surgem nos retardos de tempo das respostas dos indivíduos à densidade populacional. Estes retardos de tempo estão relacionados com o período de desenvolvimento e podem ser intensificados por armazenamento de nutrientes. Em populações de laboratório de moscas-varejeiras do carneiro, A. J. Nicholson experimentalmente criou um retardo de tempo e dessa forma foi capaz de eliminar os ciclos populacionais.

6. As populações subdivididas em subpopulações discretas, ocupando fragmentos de *habitat* adequado, são denominadas de metapopulações. A dinâmica das metapopulações depende não apenas do crescimento populacional e dos processos de regulação nos fragmentos, mas também da migração de indivíduos entre os fragmentos. Quando a taxa de extinção de subpopulações é pequena em relação à taxa de colonização de fragmentos desocupados, uma metapopulação existe como um mosaico mutante de um número de equilíbrio de fragmentos ocupados.

7. A migração de indivíduos se dispersando de subpopulações grandes e produtivas pode resgatar subpopulações declinantes da extinção. Este efeito de resgate demonstra a importância de manter a conectividade entre os fragmentos nas metapopulações.

8. A dinâmica de pequenas populações, tais como uma subpopulação em cada fragmento de *habitat*, depende em grande parte de eventos fortuitos. Os modelos estocásticos demonstram que a probabilidade de extinção devido à flutuação randômica em seu tamanho é maior em pequenas populações. O tempo médio para a extinção para populações pequenas independentes da densidade quando a taxa de nascimento (b) iguala a taxa de mortalidade é aproximadamente de $1{,}4N/b$, onde N é o tamanho da população. Mesmo populações pequenas dependentes da densidade, contudo, são vulneráveis à extinção.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Quais as duas características de uma espécie que ajudam a determinar a magnitude das flutuações em seu tamanho?
2. Em modelos de tempo discreto, qual é a relação entre r e a estabilidade da população?
3. Usando uma abordagem de tempo contínuo, confronte a estabilidade de populações com uma taxa de crescimento intrínseca baixa e um retardo de tempo curto e as populações com uma alta taxa de crescimento intrínseca e um retardo de tempo longo.
4. Qual é a relação entre a quantidade de movimento entre as subpopulações numa metapopulação e a sincronia das flutuações da subpopulação?
5. Se você estivesse tentando salvar uma espécie ameaçada que vive numa metapopulação, o que você poderia tentar fazer para aumentar a proporção de fragmentos ocupados?
6. No modelo básico de dinâmica de metapopulação, como poderia o resgate alterar tanto a probabilidade de colonização quanto a probabilidade de extinção?
7. Por que a probabilidade de extinção, devido a processos estocásticos, declina com o aumento do tamanho da população? Por que declina com as taxas de natalidade e mortalidade?
8. Em modelos de extinção estocástica, por que a extinção é mais rara nos modelos que incluem dependência de densidade do que nos modelos que excluem essa dependência?

LEITURAS SUGERIDAS

Beckerman, A., et al. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution* 17:263–269.

Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. In M. Soulé (ed.), *Viable Populations for Conservation,* pp. 35–57. Cambridge University Press, Cambridge and New York.

Berryman, A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology and Evolution* 11:28–32.

Berryman, A., and P. Turchin. 2001. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92:265–270.

Brown, P. M., and R. Wu. 2005. Climate and disturbance forcing of episodic tree recruitment in a southwestern ponderosa pine landscape. *Ecology* 86:3030–3038.

Daniel, C. J., and J. H. Myers. 1995. Climate and outbreaks of the forest tent caterpillar. *Ecography* 18:353–362.

Ehrlich, P. R., and I. Hanski (eds.). 2004. *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*. Oxford University Press, Oxford.

Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source–sink and metapopulations. *Oikos* 77:248–258.

Gilbert, F., A. Gonzalez, and I. Evans-Freke. 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London* B 265:577–582.

Gotelli, N. J. 2008. *A Primer of Ecology,* 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Goulden, C. E., and L. L. Hornig. 1980. Population oscillations and energy reserves in planktonic Cladocera and their consequences to competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 77:1716–1720.

Gutiérrez, R. J., and S. Harrison. 1996. Applying metapopulation theory to spotted owl management: A history and critique. In D. R. McCullough (ed.), *Metapopulations and Wildlife Conservation,* pp. 167–185. Island Press, Washington, D.C.

Hanski, I., and M. E. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego.

Hassell, M. P., J. H. Lawton, and R. M. May. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 45:471–486.

Husband, B. C. and S. C. H. Barrett. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84:461–469.

Keith, L. B. 1990. Dynamics of snowshoe hare populations. *Current Mammalogy* 2:119–195.

Kendall, B. E., et al. 1999. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80:1789–1805.

Lindström, J., et al. 1995. The clockwork of Finnish tetraonid population dynamics. *Oikos* 74:185–194.

Lundberg, P., et al. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 15:460–464.

Mennechez, G., N. Schtickzelle, and M. Baguette. 2003. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: Comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* 18:279–291.

Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest Lepidoptera. *American Scientist* 81:240–251.

Nielsen, Ó. K., and G. Pétursson. 1995. Population fluctuations of gyrfalcon and rock ptarmigan: Analysis of export figures from Iceland. *Wildlife Biology* 1:65–71.

Pimm, S. L., H. L. Jones, and J. M. Diamond. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist* 132:757–785.

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652–661.

Ranta, E., V. Kaitala, and P. Lundberg. 1997. The spatial dimension in population fluctuations. *Science* 278:1621–1623.

Schtickzelle, N., et al. 2005. Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation* 126:569–581.

Schtickzelle, N., G. Mennechez, and M. Baguette. 2006. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* 87:1057–1065.

Villard, M.-A., G. Merriam, and B. A. Maurer. 1995. Dynamics in subdivided populations of Neotropical migratory birds in a fragmented temperate forest. *Ecology* 76:27–40.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 3

Extinção Estocástica com Taxas de Crescimento Populacional Variáveis

A natureza randômica dos nascimentos, a quantidade e o sexo dos filhotes, e particularmente as mortes podem levar a uma variação no tamanho da população mesmo num ambiente constante. Tal variação estocástica geralmente não é um problema para grandes populações, porque estes eventos ao acaso são mediados sobre um número grande de indivíduos. Contudo, as pequenas populações podem sofrer das variações randômicas nos nascimentos e mortes, que podem levar a uma variação randômica no tamanho da população e mesmo à extinção.

O papagaio kakapo (*Strigops habroptilus*) é um papagaio grande que não voa, encontrado somente na Nova Zelândia. Co-

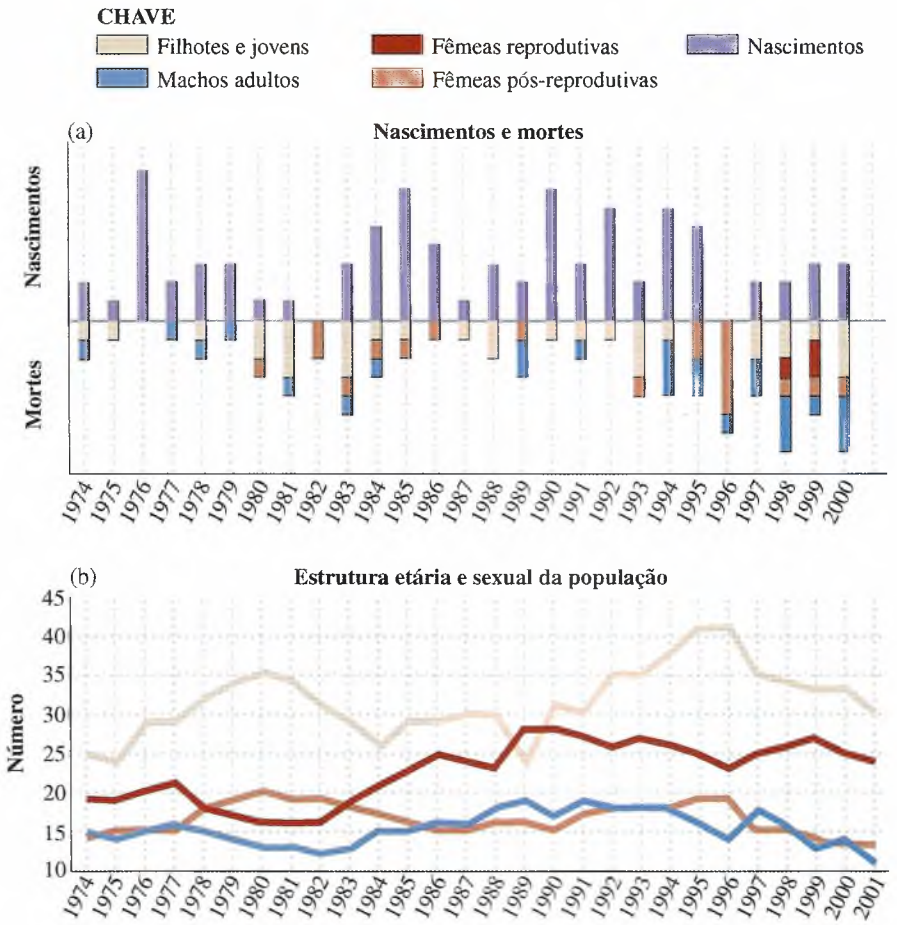


FIG. AD 3.1 A variação estocástica nos nascimentos e nas mortes de uma população de baleias assassinas. Dados de Taylor e Plater, 2001.

mo não voa, é vulnerável a predadores introduzidos, como gatos, gambás e doninhas. Em 1976, só se tinha conhecimento de 14 kakapos vivos na Ilha do Sul da Nova Zelândia; tristemente, todos eram machos. Se os machos e as fêmeas tivessem eclodido de seus ovos com igual frequência e média, qual seria a probabilidade de 14 indivíduos não incluírem fêmeas? Se cada indivíduo é considerado uma tentativa, e ser macho é considerado um sucesso com probabilidade (p) = 0,5, então a probabilidade de que n tentativas serão todas bem-sucedidas é (p^n). Se você pensar que isto é improvável, por que poderia ter o serviço da vida selvagem da Nova Zelândia falhado em localizar qualquer fêmea kakapo? Felizmente, outros kakapos foram posteriormente descobertos na Ilha Stewart, na ponta sul da Ilha do Sul, e os kakapos foram então reintroduzidos em duas pequenas ilhas das quais todos os predadores foram removidos (para mais sobre esta fascinante ave, veja http://en.wikipedia.org/wiki/Kakapo; http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Strigops_habroptila.html).

Quando o ambiente varia, todos os indivíduos numa população podem ser afetados da mesma forma, e mudanças dramáticas, mesmo em grandes populações, podem acontecer. Todos os membros de uma população sentem uma seca prolongada ou um resfriamento súbito. Inversamente, um período de condições excepcionalmente favoráveis pode aumentar a fecundidade em todos os indivíduos ou aumentar a sua probabilidade de sobrevivência. O kakapo, por exemplo, se reproduz principalmente nos anos quando o rimu, uma árvore conífera endêmica do grupo podocarpo, produz bons frutos. As variações nas condições ambientais podem ser aleatórias e essencialmente imprevisíveis — o que é denominado de uma *variação ambiental estocástica* — ou podem ocorrer com alguma regularidade. Compreender a conexão entre as mudanças no ambiente e as no tamanho das populações pode sugerir intervenções, tais como uma alimentação suplementar durante períodos críticos e suprimento de alimento limitado, que pode reduzir a chance de a população declinar e se extinguir.

A Fig. AD 3.1 ilustra uma variação estocástica nos nascimentos e mortes de uma população de orcas (*Orcinus orca*) que residem ao largo da Costa da Colúmbia Britânica, no Canadá. Estes dados estão reproduzidos na planilha Excel que acompanha este módulo também. Você pode ver que, embora o número de fêmeas reprodutivas na população varie entre 16 e 28 indivíduos, o número de jovens nascidos a cada ano variou entre 0 e 8. As mortes anuais variaram entre 0 e 7.

Passo 1: Calcule a taxa média de variação populacional e seu desvio padrão.

Usando os números de nascimentos e mortes e o tamanho inicial da população de 73 indivíduos em 1974, calcule as mudanças no tamanho da população na planilha do Excel até 2001.

A taxa exponencial média do crescimento populacional (r) durante o ano i é calculada a partir do número de indivíduos no início e no fim do ano, da seguinte forma:

$$r_i = \ln\left(\frac{N_{i+1}}{N_i}\right)$$

Lembre-se de que a taxa de crescimento exponencial (r) é igual ao logaritmo natural da taxa de crescimento geométrico λ (veja o Cap. 11).

- A população aumenta ou diminui durante este período? Foi a taxa de crescimento exponencial média positiva ou negativa?

Para explorar como a variação ambiental estocástica afeta o tamanho de uma população e a probabilidade de sua extinção, precisamos desenvolver um modelo baseado em variações randômicas nos fatores que determinam as variações no tamanho da população. Estes modelos normalmente incluem um limite superior para o tamanho da população para incorporar o efeito da dependência da densidade. Contudo, no caso mais simples, a taxa exponencial de aumento de uma população é independente de seu tamanho (independente da densidade) e tem uma média de r e um desvio padrão de S. Assim, em média, a população cresce numa taxa exponencial de r, mas durante alguns períodos a taxa de crescimento está acima deste nível, e durante outros está abaixo. Se uma população passa por muitos períodos de crescimento abaixo da média, ela corre o risco de extinção. O parâmetro crítico que influencia o tempo médio para extinção sob variação ambiental randômica é a variância em r.

A variância é o quadrado do desvio padrão, ou S^2. No caso especial em que o tamanho da população é, em média, equilibrado ($r = 0$; isto é, nascimentos iguais a mortes, sob condições médias), o tempo médio para extinção (T) de uma população de tamanho N é

$$T(N) = \frac{2}{S^2}\ln(1 + S^2 N) + 1$$

Passo 2: Estime o tempo médio até a extinção para uma população de baleias assassinas.

Assuma que para nossa população de orcas, a taxa de crescimento médio (r) é 0.

- Começando com um tamanho de população em 2001, qual é sua estimativa do tempo até a extinção?

- Como $T(N)$ muda com o tamanho inicial da população e com a variância da taxa de variação do tamanho da população?

- Preencha os tempos esperados até a extinção para a faixa de tamanhos populacionais (N) e de desvios padrões da taxa de crescimento populacional (S) na Tabela AD 3.1.

Assumindo que a unidade de tempo é o ano, esses valores sugerem que pequenas populações em particular têm expectativas de vida relativamente curtas.

- Qual seria o valor de $T(N)$ para a população de orcas nos seus tamanhos máximos e mínimos? Se uma população cresce ao acaso, isto significa que sua perspectiva para persistência de longo prazo aumenta? Assuma que o desvio padrão da amostra de r na planilha estima com precisão o valor subjacente de S.

As consequências deste modelo para a conservação são claramente que as populações devem ser manejadas para serem mantidas tão grandes quanto possível, e para impedir uma forte depressão na taxa de crescimento populacional durante os períodos de condições ambientais ruins. Esta última estratégia poderia envolver uma alimentação suplementar ou programas de controle de predadores e patógenos em épocas críticas.

O modelo descrito aqui não possui dependência de densidade. Normalmente, os ecólogos acreditam que o potencial de crescimento das populações tornadas pequenas é grandemente intensificado durante as condições normais, o que deveria possibilitá-las a voltar a crescer e a se recuperar da beira da extinção. Isto é uma mensagem fundamental da equação logística e um dos mais básicos fundamentos da Ecologia.

- Se esse fosse sempre o caso, por que deveríamos nos preocupar com pequenas populações? Sob quais condições poderia você esperar que uma população não aumentasse quando tornada pequena? Isto certamente tem sido o caso para muitas espécies ameaçadas que têm se tornado extintas ou perigam na beira da extinção. Algumas populações simplesmente "não têm o que precisam" para manter números saudáveis?

Vamos considerar o efeito de adicionar uma dependência de densidade normal aos modelos que incorporam a variação ambiental estocástica na taxa de crescimento exponencial intrínseca, r_0. De acordo com a equação logística, a taxa de crescimento média das populações reduzidas abaixo de sua capacidade de suporte normal sempre excede $r = 0$, e tais populações tendem a se recuperar rapidamente. Mas uma longa série de períodos desfavoráveis poderia ainda ser suficiente para reduzir uma população a um tamanho abaixo de 1 indivíduo e causar assim sua extinção.[3] Os parâmetros importantes para prever o tempo médio até a extinção nos modelos com dependências de densidade são, primeiro, o produto do valor médio de r_0 e K, e, segundo, a razão do desvio padrão de r_0 para sua média; em outras palavras, S/r_0. As equações de tempo até a extinção sob dependência de densidade são confusas, mas, como seria de esperar, a adição de dependência de densidade negativa aumenta muito o tempo até a extinção. Por exemplo, quando $N = 100$, $r_0 = 0{,}1$ e $S = 0{,}22$; $T(100)$ é igual a aproximadamente 26.000 unidades de tempo, em vez do valor de cerca de 81 (veja a Tabela AD 3.1) na ausência de dependência de densidade.

TABELA AD 3.1 Calculando prazo para extinção

	Tamanho inicial da população			
S	10	100	1.000	10.000
0,05				
0,1				
0,2				
0,5				

Literatura Citada

Taylor, M., and B. Plater. 2001. Population viability analysis for the southern resident population of the killer whale (*Orcinus orca*). The Center for Biological Diversity, Tucson, Arizona (http://www.biologicaldiversity.org/swcbd/species/orca/pva.pdf).

[3]N.T.: Na verdade, nos organismos sexuados, basta que a população fique abaixo de 2 indivíduos, caso clássico do lobo-da-tasmânia na Austrália.

CAPÍTULO 13

Genética Populacional

Os lobos vêm sendo perseguidos pelos humanos por toda a parte, tendo os últimos indivíduos na península escandinava no norte da Europa desaparecido na década de 1960. Em 1983, um único novo grupo de lobos reprodutores foi descoberto na região, a cerca de 900 km dos grupos mais próximos conhecidos na Finlândia e na Rússia. A nova população escandinava tinha apenas um casal reprodutor num dado momento, e não excedia 10 indivíduos até 1991, quando o número de lobos começou a crescer exponencialmente, atingindo cerca de 9–10 grupos com 90–100 indivíduos em 2001. O aumento súbito não estava relacionado com mudanças no clima, *habitat*, abundância de presas ou proteção humana. O que aconteceu com a população?

Os estudos genéticos mostraram que a população foi fundada por um único casal de lobos não aparentados, que migraram para a península escandinava de uma região desconhecida no leste. Todos os indivíduos do grupo original eram descendentes deste único casal. Como o grupo consistia inteiramente em parentes próximos, sua diversidade genética era muito baixa. Começando em 1991, contudo, nasceram filhotes que carregavam uma nova variação genética, sinalizando a adição de um novo macho reprodutor de fora do grupo. O sucesso reprodutivo disparou e a população começou a aumentar firmemente. Evidentemente, a infusão de novos genes no grupo por um único macho imigrante criou novas combinações genéticas entre os filhotes e aumentou em muito o número de filhotes criados com sucesso.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A fonte última de variação genética é a mutação
- Os marcadores genéticos podem ser usados para estudar os processos populacionais
- A variação genética é mantida por mutação, migração e variação ambiental
- A lei de Hardy–Weinberg descreve as frequências dos alelos e dos genótipos em populações ideais
- O endocruzamento reduz a frequência dos heterozigotos em uma população
- A deriva genética em pequenas populações causa perda de variação genética
- O crescimento e o declínio da população deixam diferentes traços genéticos
- A perda de variação por deriva genética é equilibrada pela mutação e migração
- A seleção em ambientes espacialmente variáveis pode diferenciar as populações geneticamente

Com as populações humanas crescendo e uma crescente fragmentação dos *habitats* naturais, histórias como aquela do desaparecimento do lobo da península escandinava estão se tornando muito comuns. Quanto a este um tanto quanto triste revés, a recuperação natural subsequente da população dos lobos traz um raio de esperança. A história também realça a importância dos fatores genéticos, para a saúde global e a produtividade das populações naturais, e demonstra o uso de marcadores genéticos na reconstrução da história de uma população e na produção de uma explicação plausível para sua súbita boa sorte. Sem a capacidade de analisar a variação genética apresentada pelos indivíduos e suas diferenças genéticas, teria sido difícil para os pesquisadores identificar a depressão do endocruzamento como um limite potencial para a nova população de lobos da Escandinávia ou para identificar a chegada de uma nova variação genética de fora da população como um agente de resgate. De fato, as análises genéticas estão descobrindo novas aplicações para compreender a estrutura geográfica das populações naturais, das relações de acasalamento, dos movimentos dos indivíduos nas populações e das histórias de mudança no tamanho da população. Neste capítulo, exploraremos alguns aspectos básicos da variação genética nas populações naturais e veremos como esta variação está sendo cada vez mais usada nos estudos ecológicos.

A fonte última de variação genética é a mutação

Desde que os biólogos descobriram a natureza da herança genética, eles reconheceram que todas as populações contêm variações no material genético. Nenhum par de indivíduos é geneticamente igual, exceto os gêmeos idênticos, derivados da primeira divisão celular de um zigoto, ou a menos que sejam membros de um clone produzido assexuadamente. Muitas diferenças óbvias entre os indivíduos, tais como a cor do olho e o tipo do sangue nos humanos, resultam de fatores genéticos. Tais diferenças visíveis nos fenótipos dos indivíduos foram as primeiras dessas variações identificadas pelos biólogos. Técnicas cada vez mais sofisticadas têm desvelado muito mais variações genéticas. A eletroforese de proteínas, uma técnica que separa proteínas com diferentes cargas elétricas, pode revelar diferenças nos aminoácidos entre as proteínas, particularmente nas enzimas. Quando esta técnica foi primeiramente aplicada às populações naturais da mosca-de-fruta *Drosophila* nos anos 1960, os geneticistas ficaram espantados ao descobrir que as sequências de aminoácidos de um terço de muitas enzimas metabólicas na célula da *Drosophila* variaram com a população — isto é, as enzimas eram **polimórficas.** Levantamentos do genoma humano inteiro, tornados possíveis recentemente pela tecnologia de sequenciamento de DNA, mostram que a variação é a regra no DNA dos nossos genes também. Embora os biólogos evolutivos já tivessem considerado há tempos a seleção natural como um processo purificador, que removia a variação genética deletéria de uma população, eles estão agora sendo desafiados a explicar a abundante diversidade genética na maioria das populações.

A estrutura do DNA

Você aprendeu no seu curso de biologia introdutória que a informação genética está contida na molécula de **ácido desoxirribonucleico**, ou **DNA**, e que a variação genética é causada por mudanças na molécula de DNA. O DNA tem 4 tipos de subunidades, que são chamadas nucleotídeos: adenina (A), timina (T), citosina (C) e guanina (G). A informação genética está codificada numa ordem específica de nucleotídeos diferentes, assim como a ordem das letras numa palavra transportam informação.

Uma fita de DNA serve como uma plataforma sobre a qual uma célula fabrica outros ácidos nucleicos e proteínas. As proteínas são cadeias não ramificadas, compostas de até 20 diferentes aminoácidos. Cada aminoácido é codificado por uma ou mais sequências específicas de três nucleotídeos chamadas de **códons**. Todos os códons que especificam a sequência de aminoácido para uma única proteína, junto com quaisquer outras sequências que regulam sua expressão, constituem o gene para aquela proteína.

Mutações

As sequências de nucleotídeos no DNA, como vimos no Capítulo 6, estão sujeitas a erros. O mais comum desses erros são substituições de nucleotídeos, mas deleções, adições e rearranjos de nucleotídeos também ocorrem. Estes erros podem resultar de cópias randômicas de erros, quando o material genético se replica durante a divisão celular, ou podem ser causados por certos agentes químicos altamente reativos ou radiação ionizante. Nossos genomas contêm também entidades genéticas incomuns, como os transpósons, que são segmentos de DNA que podem se replicar e inserirem cópias em novas posições no genoma de seu hospedeiro. As origens dos transpósons, e se eles têm qualquer propósito para o organismo hospedeiro, são desconhecidas, mas eles podem romper a função genética normal.

A substituição de um dos nucleotídeos do códon do DNA pode mudar o aminoácido que ele especifica. Considere esta sequência de nucleotídeos de DNA e os correspondentes aminoácidos:

DNA:	GAA	TGG	CGA	GAA	ATA	GGG
Aminoácido:	Leucina	Serina	Alanina	Leucina	Tirosina	Prolina

Se a guanina que ocupa a oitava posição fosse mudada para timina, o terceiro códon seria alterado de CGA para CTA, e ela agora codificaria o aminoácido aspartina em vez de alanina:

DNA:	GAA	TGG	CTA	GAA	ATA	GGG
Aminoácido:	Leucina	Serina	Aspartina	Leucina	Tirosina	Prolina

Tais mudanças são chamadas de **mutações pontuais**.

Diversos códons podem especificar o mesmo aminoácido: por exemplo, tanto o código GAA quanto o código GAG são leucina. Por causa desta redundância no código genético, algumas substituições de nucleotídeos deixam o aminoácido especificado por um códon imutável, e assim não têm efeito no fenótipo. Se o primeiro códon do nosso exemplo fosse mudado desse GAA para GAG, ele ainda especificaria a leucina. Estas mudanças são chamadas de **mutações silenciosas**, porque elas não são "ouvidas", ou *mutações neutras*, porque elas não têm consequências para o ajustamento, ou *mutações sinônimas*, porque elas têm o mesmo significado para a proteína.

Quando uma mutação resulta em uma substituição de aminoácido, a nova proteína produzida pelo gene mutante pode apresentar diferentes propriedades, que deveriam ser benéficas para o indivíduo, mas muito mais provavelmente são danosas. As mutações do gene codificando a cadeia beta da hemoglobina — a principal molécula de retenção do oxigênio na corrente sanguínea dos vertebrados, incluindo nós mesmos — é um caso que se encaixa nesta questão. A maioria das mutações neste gene produz hemoglobinas com uma capacidade bloqueada para reter o oxigênio, e o indivíduo afetado sofre de anemia, ou falta de oxigênio. A doença da anemia falciforme, por exemplo, é causada por uma mutação que troca o sexto aminoácido na beta-hemoglobina do ácido glutâmico para valina. Em consequência, a estrutura das moléculas de hemoglobina muda de tal forma que, quando elas liberam oxigênio das células vermelhas na corrente sanguínea, ficam empilhadas juntas em hélices longas e fibrosas, o que dá às células vermelhas do sangue uma forma peculiar de foice — daí o nome da doença (Fig. 13.1). As células vermelhas do sangue severamente distorcidas dos indivíduos com duas cópias do alelo mutante bloqueiam o fluxo do sangue nos capilares, fazendo os tecidos morrerem de fome de oxigênio e causando uma anemia severa e debilitante.

FIG. 13.1 Uma mudança em apenas um nucleotídeo pode ter efeitos fenotípicos dramáticos. Uma mutação de um único nucleotídeo no gene que codifica a molécula humana de beta-hemoglobina muda a estrutura daquela molécula, fazendo as células vermelhas do sangue assumirem uma forma de foice. Fotografia de Meckes/Ottawa/Photo Researchers, in A. J. Griffiths et al., *Introduction to Genetic Analysis*, 7th ed., W. H. Freeman and Company, New York (2000).

Alelos

Formas alternativas do mesmo gene, como as duas formas do gene da beta-hemoglobina, são conhecidas como alelos. Por formas alternativas queremos dizer sequências de DNA que diferem por uma ou mais substituições de nucleotídeos. Os alelos podem representar uma variação neutra, reconhecível somente no nível da sequência de nucleotídeo, ou podem ser expressados no fenótipo do indivíduo. Tipos de sangue em humanos, por exemplo, resultam de diferentes alelos de um gene que codifica as moléculas nas superfícies das células vermelhas do sangue, como descrito no Capítulo 6.

Cada gene pode ter muitos alelos. Como cada indivíduo diploide tem duas cópias de cada gene, uma herdada de sua mãe e outra de seu pai, um indivíduo pode ser homozigoto (ter duas cópias do mesmo alelo) ou heterozigoto (ter dois alelos diferentes) para qualquer gene em particular. Quando o *pool* genético de uma população inclui mais que dois alelos de um determinado gene, o indivíduo carrega somente uma parte da variação total na população.

Os marcadores genéticos podem ser usados para estudar os processos populacionais

Somente uma pequena parte do DNA no genoma de um indivíduo consiste em genes codificadores de proteínas. Algumas sequências de DNA codificam RNA, e outras servem como locais para anexar moléculas que regulam a expressão de um gene. Muito do DNA no genoma, contudo, não tem propósito conhecido. Notavelmente, muito deste DNA consiste em sequências idênticas de nucleotídeos repetidos continuamente. Um tipo de repetição, chamada de **microssatélite**, é uma repetição em sequência de sequências de dois, três ou quatro nucleotídeos.

As mutações ocorrem neste DNA silencioso e "não genético" também. Estas mutações podem não ter nenhum efeito aparente no organismo, mas a variação que criam tem se tornado muito útil em estudos científicos, incluindo o estudo de populações. Um tipo especialmente útil de variação está presente nas sequências repetidas, tais como os microssatélites e os **minissatélites** relacionados: estas sequências podem variar de indivíduo para indivíduo no número de repetições que contêm, criando uma gama de alelos de tamanho diferente.

Esta maravilhosa diversidade genética proporciona uma oportunidade única para estudar os processos populacionais que in-

fluenciam o padrão da variação genética. As mudanças no tamanho da população, os movimentos de indivíduos entre populações e o acasalamento entre indivíduos aparentados, todos deixam traços característicos nos padrões da variação genética. Os pesquisadores podem usar muitos tipos diferentes de variação genética, denominados **marcadores genéticos**, para estudar a dispersão de indivíduos dentro de subpopulações e entre elas numa metapopulação, juntando padrões e *pedigrees*,[1] e a história das mudanças no tamanho e na distribuição da população, bem como os resultados da evolução pela seleção natural.

Antes do advento dos métodos modernos de visualização de marcadores genéticos, os processos populacionais poderiam ser estudados somente através do rastreamento do movimento de indivíduos e da determinação dos *pedigrees* dos indivíduos das populações. Tais estudos exigiam marcação e uma observação intensa dos indivíduos. Estes métodos, embora ainda importantes, são agora complementados pelas análises dos marcadores genéticos.

Embora qualquer variação que tenha uma base genética possa servir como um marcador genético, a maioria dos marcadores usados na pesquisa atual são variações em nucleotídeos individuais em pontos específicos da sequência do DNA. Esses marcadores podem estar localizados nos genes codificadores de proteínas ou em outra parte. Na prática, os marcadores de proteína genéticos estão localizados no DNA não genético, porque as mutações naquele DNA não são removidas do *pool* genético por seleção e podem, portanto, se tornar comuns na população. Diversas técnicas são usadas para detectar esses polimorfismos, do sequenciamento direto do DNA a várias abordagens indiretas como a eletroforese.

O sequenciamento direto do DNA permite aos pesquisadores comparar as sequências de nucleotídeos de diferentes indivíduos numa população e identificar o polimorfismo. Na maioria das aplicações, milhões de cópias de uma sequência específica de DNA são produzidas pela técnica de reação de cadeia de polimerase (PCR), e as cópias são então sequenciadas por um processo que faz uso de uma máquina de replicação de DNA de uma bactéria específica. A PCR é também usada para copiar outros marcadores de DNA que variam em comprimento e podem ser caracterizados pela eletroforese sem sequenciamento, como as repetições de microssatélites descritas anteriormente. A despeito do tipo de marcador genético, usar todas estas abordagens pode proporcionar caracterizações úteis da diversidade genética nas populações.

A variação genética é mantida por mutação, migração e variação ambiental

A seleção natural não pode produzir mudança evolutiva sem variação genética. No entanto, a seleção natural tende a reduzir a variação genética pela eliminação de indivíduos menos ajustados, e os alelos que eles portam, do *pool* genético. Como é a variação genética mantida numa população sob essas circunstâncias? Muito da variação genética está fora do alcance da seleção natural porque ela não tem consequência para o ajustamento do indivíduo. A manutenção de tais variações neutras numa população de geração para geração depende inteiramente do acaso, como veremos adiante. Além disso, toda população é suprida com novas variações genéticas por meio de mutação e imigração. Além do mais, a seleção natural pode, ela própria, manter variação genética quando as condições ambientais são variáveis, ou quando os indivíduos que são heterozigotos para certos genes têm um ajustamento superior.

Taxas de mutação

Para qualquer nucleotídeo em particular numa sequência de DNA, a taxa de mutação nos organismos eucariotas é extremamente baixa, desde cerca de 1 em 100 milhões (10^{-8}) por geração no DNA mitocondrial de aves até 1 em 10 bilhões (10^{-10}) no DNA nuclear. Estas taxas baixas, contudo, quando multiplicadas por centenas ou milhares de nucleotídeos no gene, e por 1 trilhão ou mais de nucleotídeos em organismos complexos como os vertebrados, resulta em que cada indivíduo provavelmente sustenta uma nova mutação em alguma parte de seu genoma. As taxas medidas de mutação em genes expressados (visíveis) apresentam em média de cerca de 1 em 100.000 (10^{-5}) até 1 em 1 milhão (10^{-6}) por gene por geração, com taxas para alguns genes sendo muito mais altas. Por exemplo, as mutações com efeitos visíveis imediatos, como as mudanças na cor da espiga de milho (Fig. 13.2), ou defeitos na estrutura da asa das moscas-de-frutas, ocorrem em taxas de 1 em 10.000 (10^{-4}) até 1 em 100.000 gametas por geração. Nas plantas, as deficiências de clorofilas, que são letais porque as plantas não podem assimilar carbono sem a fotossíntese, aparecem por mutação em taxas de quase 1 em 100 (10^{-2}) até 1 em 10.000 dos muitos genes exigidos para a produção da clorofila. Em linhagens de laboratório da mosca-de-fruta (*Drosophila*), pulgas-d'água (*Daphnia*) e brassicácias (*Arabidopsis*), as mutações com efeitos letais surgem em genomas de cerca de 2% dos indivíduos a cada geração, e as mutações com efeitos pouco deletérios na sobrevivência e reprodução surgem numa taxa de cerca de 1 por genoma individual. É inquestionável que a mutação está ativamente produzindo variação genética.

Migração

A migração de indivíduos numa população ou entre populações pode afetar a variação genética de duas formas. Por um lado, altas taxas de migração integram as populações em unidades

FIG. 13.2 As mutações são uma fonte de variação genética. As mutações com efeitos fenotípicos visíveis, como mudanças na cor de uma espiga de milho, têm sido usadas amplamente para análises de herança. Fotografia por Gregory G. Dimijian/Photo Researchers.

[1] N.R.T.: Histórico de sua ancestralidade.

maiores, que tendem a reter variação genética apenas por causa do seu tamanho. Por outro, o movimento de indivíduos entre *habitats* com diferentes condições ambientais pode misturar os genes que eles selecionaram sobre aquelas condições diferentes e aumentar a variação genética na população, tanto localmente quanto como um todo. Quando alelos diferentes no gene são favorecidos em ambientes diferentes, ambos podem ser mantidos localmente e se disseminarem através da população com indivíduos em dispersão, como veremos a seguir.

A variação ambiental e a seleção dependente da frequência

A variação espacial e temporal do ambiente pode sustentar variação genética também. Quando alelos diferentes são favorecidos em tempos diferentes por causa da variação ambiental, os heterozigotos podem ter um ajustamento maior do que qualquer genótipo homozigoto. Suponha, por exemplo, que o ambiente varia de tal forma que os indivíduos do gene A, A_1, são favorecidos em alguns anos, e os indivíduos com outro alelo, A_2, são favorecidos em outros anos. Como os heterozigotos têm ambos os alelos, seus fenótipos provavelmente são superiores àqueles dos homozigotos em tais ambientes variantes (Fig. 13.3).

Um dos casos mais marcantes dessa superioridade heterozigótica envolve o alelo falciforme (S) da molécula de beta-hemoglobina nos humanos. Quando homozigoto (SS), este gene produz a anemia falciforme, uma doença debilitante (descrita antes) que frequentemente leva a uma morte precoce. No entanto, em algumas partes da África tropical, a frequência do alelo S pode atingir 20% do *pool* genético. A razão para isso é que no estado heterozigoto (AS) o alelo falciforme confere proteção contra malária. Quando a malária é prevalente e virulenta, o ajustamento dos indivíduos heterozigotos pode ser 25% maior do que o ajustamento dos indivíduos que são homozigotos para o alelo normal (AA) e são suscetíveis à infecção pelos parasitas da malária. Esta vantagem heterozigótica é um caso de **seleção dependente da frequência**, porque o ajustamento de cada alelo depende de sua frequência na população. O outro conjunto de genes importantes dos vertebrados, para os quais a variação genética é mantida em altos níveis, é o grande complexo histocompatível (MHC), que controla os aspectos da célula e do reconhecimento de patógenos, e assim é uma parte importante da defesa dos organismos contra as doenças.

A maior parte da variação genética nas populações tem consequências no ajustamento menos dramáticas do que estes exemplos — na maioria dos casos, nenhuma. Esta variação é controlada menos pela seleção natural do que pelos processos aleatórios que surgem das variações nas taxas de natalidade e mortalidade, e nos gametas que têm sorte o bastante para formar gerações futuras.

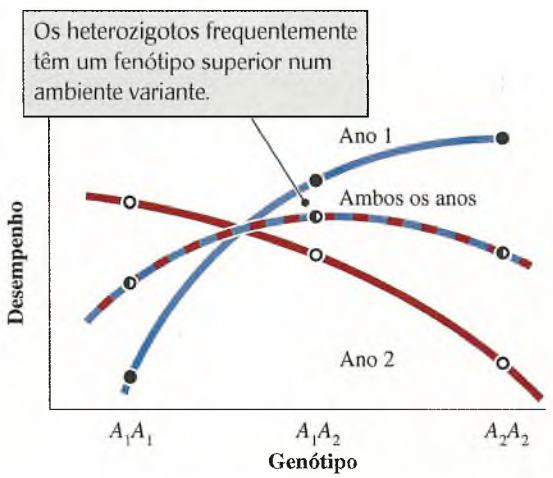


FIG. 13.3 Em ambientes que favorecem diferentes alelos em anos diferentes, o heterozigoto pode ser mais ajustado do que o homozigoto. Tais variações ambientais mantêm a variação genética numa população.

A Lei de Hardy–Weinberg descreve as frequências dos alelos e dos genótipos em populações ideais

As frequências dos alelos e dos genótipos numa população proporciona pistas para os processos que formam a variação genética naquela população. Uma das mais importantes ferramentas em genética populacional é a lei de Hardy–Weinberg, que descreve as frequências de alelo e genótipo esperadas numa população ideal (uma na qual a variação genética permanece imutável com o tempo). A lei de Hardy–Weinberg é uma grande fonte de *insight* porque, comparando a população ideal que ela descreve com as reais, os pesquisadores podem descobrir evidências dos processos que estão aumentando ou diminuindo a variação genética.

Já descrevemos alguns processos que agem para aumentar a variação genética: a mutação, a migração e até mesmo, em algumas circunstâncias, a seleção natural. Através da lente da lei de Hardy–Weinberg, examinaremos agora alguns processos que reduzem a variação genética. Estes processos incluem a seleção natural, naturalmente, mas também o endocruzamento e a perda de variação genética através de processos estocásticos. Então veremos como os processos que aumentam e diminuem a variação genética podem ser equilibrados numa mesma população.

As frequências de alelos e as frequências de genótipos

A **frequência** de um alelo numa população é simplesmente o número de cópias daquele alelo dividido pelo número total de cópias daquele gene na população. Se os indivíduos são diploides, então cada um tem duas cópias de cada gene nuclear, e há $2N$ cópias do gene em uma população, onde N é o tamanho da população.

O **genótipo** de um indivíduo é o conjunto de alelos que ele porta. Para organismos diploides, o genótipo consiste em dois alelos para cada gene nuclear. No caso de organismos haploides ou partes haploides do genoma (gametas, mitocôndrias, cloroplastos), o genótipo é denominado de **haplótipo**. Voltando ao caso diploide, suponha que um gene para a cor do cabelo tenha alelos A_1 e A_2. Há três genótipos possíveis: o homozigoto A_1 (A_1A_1), o A_2 (A_2A_2) e o heterozigoto (A_1A_2). A frequência de um genótipo numa população é simplesmente o número daqueles genótipos dividido pelo número total de indivíduos na população. Suponha que uma população contenha 48 indivíduos com genótipos A_1A_1, 36 com A_1A_2 e 16 com A_2A_2. O número total de indivíduos numa população é 48 + 36 + 16 = 100. As frequências dos três genótipos são 48/100 = 0,48, 36/100 = 0,36 e 16/100 = 0,16. Note que as frequências dos genótipos devem somar 1,00.

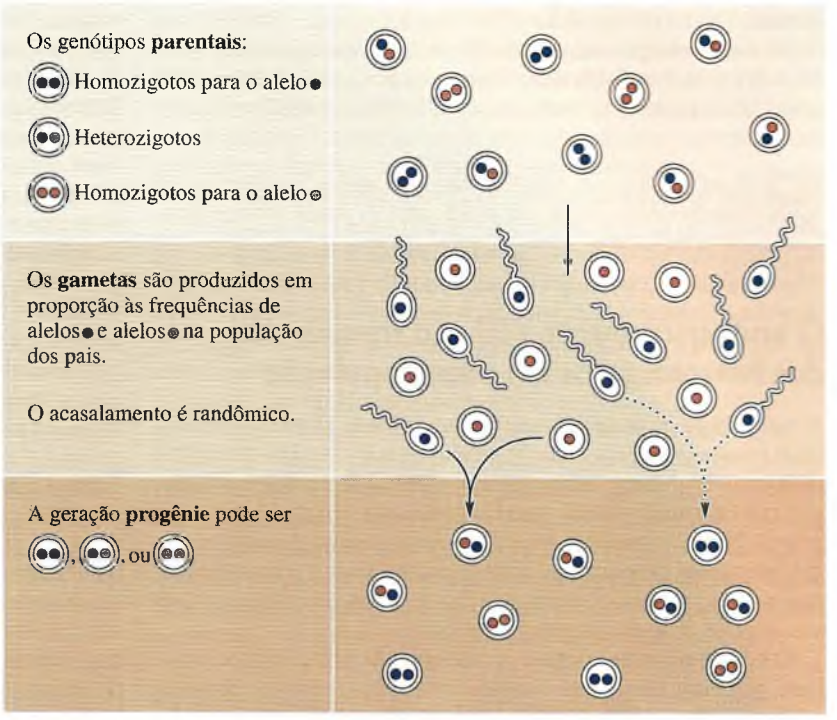


FIG. 13.4 As frequências de equilíbrio dos genótipos numa população de acasalamento randômico resultam da combinação randômica dos gametas.

As frequências dos alelos podem ser calculadas das frequências dos genótipos. Na população anterior, o número de alelos A_1 é 48 × 2 = 96 em homozigotos A_1A_1 mais 36 × 1 em heterozigotos A_1A_2 = 132. O número de alelos A_2 é 16 × 2 em homozigotos A_2A_2 + 36 × 1 em heterozigotos A_1A_2 = 68. O número total de alelos na população é 100 indivíduos × 2 alelos por indivíduo = 200. Portanto, a frequência do alelo A_1 é 132/200 = 0,66, e a frequência do alelo A_2 é 66/200 = 0,34.

O equilíbrio de Hardy–Weinberg

A **lei de Hardy–Weinberg** estabelece que as frequências dos alelos e genótipos permanecerão constantes de geração para geração numa população se aquela população tem (1) um número grande (infinito) de indivíduos, (2) acasalamento randômico, (3) nenhuma seleção natural, (4) nenhuma mutação e (5) nenhuma migração entre as populações. Em outras palavras, o processo da reprodução sexual, por si só, não produz mudança evolutiva: as frequências dos alelos e as frequências dos genótipos permanecem as mesmas de geração para geração. Esta lei, nomeada segundo os dois geneticistas que a descreveram independentemente em 1908, mostra que as mudanças nas frequências dos alelos ou genótipos podem resultar somente da ação de processos adicionais sobre o *pool* genético de uma população.

Numa população ideal que existe em **equilíbrio de Hardy–Weinberg (HWE)** as proporções de homozigotos e heterozigotos assumem valores de equilíbrio, que podemos calcular das frequências de cada alelo numa população. Considere novamente o gene A, que tem dois alelos A_1 e A_2, que ocorre em proporções p e q ($p + q = 1$, portanto $q = 1 - p$). No equilíbrio de Hardy–Weinberg, os três genótipos que podem resultar ocorrerão nas seguintes proporções:

Genótipo:	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Frequência:	p^2	$2pq$	q^2

Note que $p^2 + 2pq + q^2 = 1$: as proporções de todos os genótipos na população somam 1.

Estas proporções vêm das probabilidades de cada tipo de zigoto se formar da combinação aleatória de quaisquer dois gametas (Fig. 13.4). Para formar o homozigoto A_1A_1, ambos os gametas devem ter o alelo A_1. Quando a probabilidade de retirar um alelo A_1 ao acaso é p, a probabilidade tirar dois alelos A_1 juntos é simplesmente a probabilidade de cada um multiplicada pela do outro, $p \times p$, ou p^2. A proporção de heterozigotos é $2pq$ porque um heterozigoto A_1A_2 resultará de um ovo A_1 e um esperma A_2, com probabilidade $p \times q$, e de um ovo A_2 e um esperma A_1, cuja probabilidade é $p \times q$.

Este raciocínio se aplica aos gametas retirados ao acaso de um *pool* que reflete as frequências dos alelos numa população. Se aplica bem aos ouriços-do-mar, que espalham seus óvulos e espermas diretamente na coluna de água para se misturarem uns com os outros independentemente de vontade.[2] O que acontece quando a fertilização acontece entre os óvulos e os espermas de indivíduos acoplados, e nenhum dos quais individualmente representa o *pool* genético inteiro da população? Quando a fertilização é interna, cada combinação de genótipos num par se acasalando produzirá proporções únicas de genótipos nos filhotes. Contudo, quando o acasalamento é randômico, as frequências de Hardy–Weinberg ainda pertencem à população como um todo. Um dos mais marcantes feitos de Hardy e Weinberg foi mostrar que o acasalamento aleatório entre os indivíduos (assim como entre os gametas) produz valores de HWE numa única geração.

Podemos calcular os valores numéricos das proporções dos genótipos sobre o equilíbrio de Hardy–Weinberg como no seguinte exemplo. Suponha que um alelo (A_1) ocorra numa população com uma frequência de 0,7, e o outro (A_2) com uma fre-

[2]N.T.: No original, "*...to mix willy-nilly*." Veja o Heritage Dictionary ou o Wiktionary para a origem da expressão.

quência de 0,3 (0,7 + 0,3 = 1,0). Analogamente, 49% ($0,7^2$ = 0,49) dos genótipos na população serão homozigotos A_1, 42% ($2 \times 0,7 \times 0,3 = 0,42$) serão heterozigotos, e 9% ($0,3^2 = 0,09$) serão homozigotos A_2. Note que 0,49 + 0,42 + 0,09 = 1.

GRÁFICOS INTERATIVOS Para avaliar um tutorial interativo sobre a equação de Hardy–Weinberg, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

O endocruzamento reduz a frequência dos heterozigotos em uma população

A violação de qualquer das premissas da lei de Hardy–Weinberg pode resultar em frequência de genótipos que difere do equilíbrio de Hardy–Weinberg. Sem surpresa, essencialmente todas as populações naturais violam aquelas premissas. Contudo, o equilíbrio de Hardy–Weinberg é relativamente insensível aos desvios das premissas de populações de tamanho finito, sem mutação, sem seleção natural e sem migração. Ela é muito mais sensível aos desvios do acasalamento randômico.

O **acasalamento seletivo** ocorre quando os indivíduos escolhem parceiros não aleatoriamente com relação aos seus próprios genótipos. O acasalamento de semelhante com semelhante é denominado de **acasalamento seletivo positivo**. O acasalamento com parceiros não semelhantes é denominado de **acasalamento seletivo negativo**. O acasalamento seletivo não muda diretamente as frequências dos alelos nas populações, somente as frequências dos genótipos. O acasalamento seletivo negativo — por exemplo, um acasalamento preferencial de homozigotos A_1A_1 com homozigotos A_2A_2, produz filhotes A_1A_2 — aumenta a proporção de heterozigotos numa população à custa dos homozigotos, mas as proporções dos alelos A_1A_2 não mudam. O acasalamento seletivo positivo tem o efeito oposto de reduzir a proporção de heterozigotos. Assim o faz o acasalamento com parentes íntimos, que é denominado de **endocruzamento** (Fig. 13.5).

A forma mais extrema de endocruzamento é o autocruzamento — acasalamento consigo próprio ou com um indivíduo que tem um genótipo idêntico. O autoacasalamento é encontrado principalmente entre plantas hermafroditas, assim como também numa seleção incomum de animais simples. Quando ocorre, os indivíduos homozigotos produzem somente filhotes homozigotos, mas os filhotes de indivíduos heterozigotos são meio heterozigotos e meio homozigotos. Assim, a frequência de heterozigotos diminui pela metade a cada geração. Sob estas circunstâncias, não leva muito tempo para os heterozigotos desaparecerem de uma população. O acasalamento entre parentes próximos, como irmãos ou primos, têm o mesmo efeito de reduzir a frequência dos heterozigotos a cada geração — simplesmente leva mais tempo.

A alta proporção de homozigotos produzidos pelo endocruzamento pode levar à expressão de alelos recessivos deletérios, resultando numa redução do ajustamento dos filhotes conhecida como **depressão de endocruzamento**. Muitas espécies vegetais são autocompatíveis, e assim é possível demonstrar este efeito experimentalmente pela autofertilização de populações inteiras de plantas para atingir um nível desejado de endocruzamento. Num estudo, populações autofertilizadas de mímulo (*Mimulus guttatus*) apresentaram uma redução progressiva no número de óvulos e na fertilidade do macho em cinco gerações (Fig. 13.6). Presumivelmente, um número crescente de alelos recessivos deletérios foram expostos à medida que a proporção dos genótipos homozigotos aumentaram a cada geração.

A maioria das espécies emprega mecanismos para reduzir a ocorrência de endocruzamento, incluindo dispersão da progênie, reconhecimento de parentes próximos e acasalamento seletivo

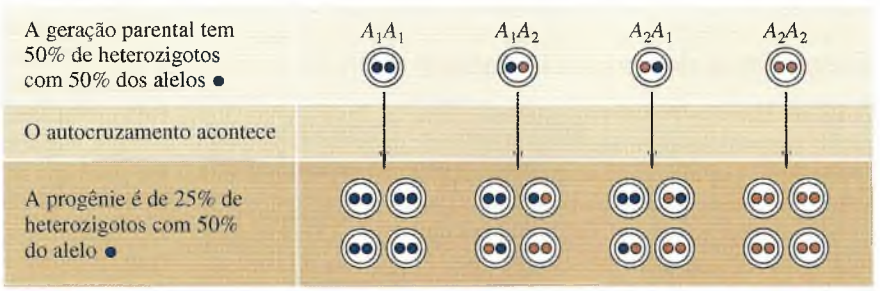


FIG. 13.5 O endocruzamento diminui a frequência de heterozigotos numa população. O autocruzamento — a forma mais extrema de endocruzamento — diminui a frequência de heterozigotos pela metade em cada geração. Note, contudo, que o endocruzamento não muda as frequências dos alelos.

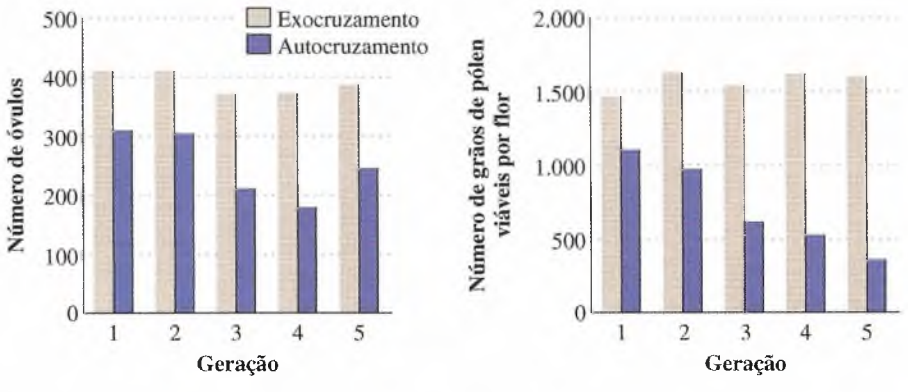


FIG. 13.6 O autocruzamento reduz o ajustamento reprodutivo. Carr e Dudash rastrearam medidas de (a) fertilidade da fêmea (número de óvulos) e (b) fertilidade dos machos (número de grãos de pólen viáveis por flor) em populações de exocruzamento e autocruzamento do mímulo (*Mimulus guttatus*) ao longo de 5 gerações. Ambas as medidas diminuíram consistentemente na população autocruzada, mas não na população exocruzada. Segundo D. E. Carr e M. R. Dudash, *Evolution* 51:1797-1807 (1997).

negativo. Os mamíferos, incluindo os humanos, podem distinguir diferenças nos genes do grande complexo de histocompatibilidade (MHC) de parceiros potenciais pelo cheiro. Indivíduos não aparentados são menos prováveis de compartilhar genes MHC do que os que são parentes próximos. As plantas hermafroditas têm muitos mecanismos para impedir a autopolinização, incluindo uma autoincompatibilidade genética (descrita no Capítulo 8), uma separação temporal das funções masculina e feminina, e estruturas florais elaboradas projetadas para tornar o autocruzamento difícil.

O coeficiente de endocruzamento

Uma forma de quantificar a perda de heterozigoticidade resultante de endocruzamento numa população é o **coeficiente de endocruzamento (*F*)**, que descreve o desvio da frequência observada de heterozigotos (H_{obs}) dos valores de equilíbrio de Hardy–Weinberg (H_{HWE}). O coeficiente de endocruzamento, diretamente relacionado com a homozigoticidade, é calculado por:

$$F = \frac{H_{HWE} - H_{obs}}{H_{HWE}}$$

Por exemplo, quando a frequência do alelo A_1 é $p = 0{,}6$ ($1 - p = 0{,}4$), a frequência de equilíbrio de Hardy–Weinberg de heterozigotos é $2p \times (1 - p) = 0{,}48$. Se a frequência observada de heterozigotos é 0,36, então $F = (0{,}48 - 0{,}36)/0{,}48 = 0{,}25$. Quando $H_{obs} = H_{HWE}$, $F = 0$. Quando uma população não possui heterozigotos, $F = H_{HWE}/H_{HWE} = 1$. Como a proporção de heterozigotos em uma população de indivíduos autocruzados diminui pela metade em cada geração, o coeficiente de autocruzamento após uma única geração poderá aumentar de $F = 0$ para $F = 0{,}5$. Por fim, F atingirá 1 à medida que a proporção de heterozigotos minguar até que todos os indivíduos sejam homozigotos.

Além de quantificar o efeito do endocruzamento na proporção de heterozigotos numa população, F é também a probabilidade de que duas cópias de um gene no genótipo de um indivíduo sejam **idênticas por descendência**, significando que foram derivadas da mesma cópia ancestral. Algumas referências adequadas para os coeficientes de endocruzamento de indivíduos incluem os filhotes de acasalamentos entre irmãos ($F = 0{,}25$) e de acasalamento entre primos-irmãos ($F = 0{,}125$).

Pode ser mostrado que, na ausência de mutação ou migração, o valor de F numa população aumenta continuamente através de processos estocásticos, mesmo com acasalamentos completamente randômicos, até que $F = 1$ (todos os indivíduos são homozigotos para o mesmo alelo). Quando todos os alelos, exceto um, são eliminados de uma população, o remanescente é dito **fixo**. Assim, F é também uma medida da fixação de alelos numa população e por isso chamado de **índice de fixação**.

O endocruzamento e o ajustamento nas populações naturais

Na maioria das populações, o coeficiente de endocruzamento de um indivíduo pode ser calculado de seu *pedigree* — a história

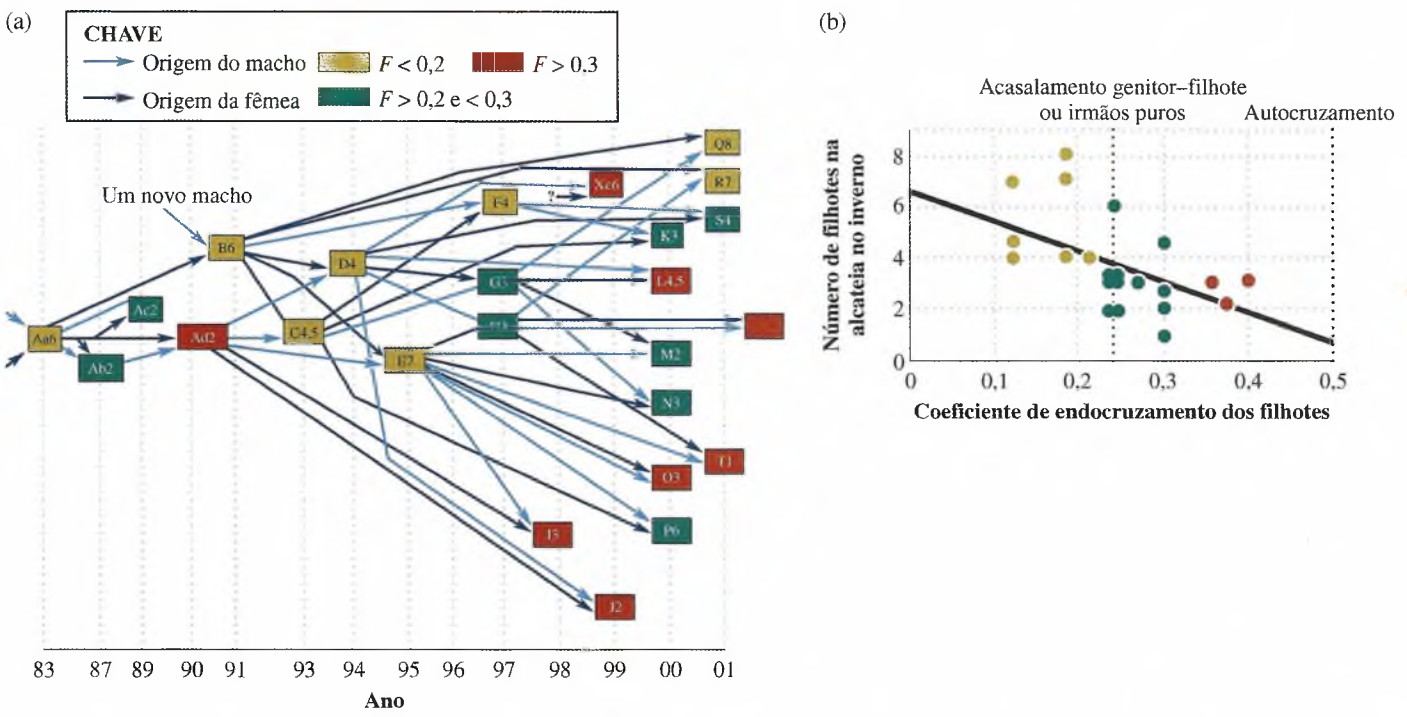


FIG. 13.7 O endocruzamento diminui o ajustamento reprodutivo numa população recém-fundada de lobos. (a) Este *pedigree* mostra o alto nível de endocruzamento na pequena população de lobos da península da Escandinávia, fundada por somente três indivíduos. Cada caixa indica um casal reprodutor; as linhas retraçam até os casais de onde cada genitor se origina. Note que de 1987 e 1989 todos os indivíduos na população eram descendentes de um único casal reprodutor ($F = 0$) e que o acasalamento portanto ocorreu entre irmãos (casais Ab2 e Ac2; $F = 0{,}25$). O casal Ad2 representa um acasalamento mãe-filho ($F = 0{,}375$); os casais D4 e C4,5 representam acasalamento de primos-irmãos ($F = 0{,}125$); e assim por diante. (b) O número de filhotes que sobreviveram até o inverno diminuiu dramaticamente à medida que o coeficiente de endocruzamento de uma ninhada aumentou. Segundo O. Liberg et al., *Biology Letters* 1:17–20 (2005).

de sua ancestralidade. Em grandes populações, nas quais o exocruzamento é a regra, o valor médio de F para o indivíduo considerando todos os seus genes tende a ser próximo de zero. Em pequenas populações, nas quais as oportunidades para acasalamento são limitadas, o valor médio de F pode aumentar muito. Por exemplo, na pequena população do pardal-americano (*Melospiza melodia*) na Ilha Mandarte, Colúmbia Britânica (descrito no Capítulo 11), Lukas Keller calculou que o número F médio de filhotes de 671 pares acasalados era de 0,031, e que os filhotes de 51 desses casais tinham um valor F médio acima de 0,125, o nível de acasalamentos de primos-irmãos. Keller foi capaz de mostrar que a sobrevivência dos jovens diminuiu dramaticamente com o aumento de F. Comparado com filhotes de acasalamentos completamente exocruzados ($F = 0$), os filhotes com $F = 0{,}031$ sobreviveram 8% menos bem, e os com $F = 0{,}125$ sobreviveram 29% menos bem.

Um estudo semelhante focalizou a população do lobo cinzento (*Canis lupus*) descrito na abertura deste capítulo. O *pedigree* de cada lobo na população que crescia foi reconstruído por análise de genótipo, e o coeficiente de endocruzamento dos filhotes produzidos na primeira ninhada de cada casal reprodutor foi calculado para seu *pedigree*. F variou de 0,00 até 0,41 (muito próximo do nível de autocruzamento). O número de filhotes sobreviventes por ninhada diminuiu dramaticamente com o aumento de F (Fig. 13.7). Desta relação, os pesquisadores concluíram que o *pool* genético da população de lobos continha uma variação genética deletéria equivalente a 6 genes recessivos letais por genoma individual. Considerando que as populações contêm tanta variação genética potencialmente danosa, a seleção para os mecanismos que evitam o endocruzamento deve ser bastante forte. Em pequenas populações, contudo, a escolha de parceiros é limitada, e algum grau de endocruzamento é inevitável.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A depressão por endocruzamento e o aborto seletivo nas plantas. *Banksia spinulosa* é um arbusto australiano polinizado por pequenas aves nectívoras. As plantas *Banksia* podem se autopolinizar, mas normalmente exocruzam. Cada inflorescência tem cerca de 800 flores, mas normalmente produz menos que 50 frutos, cada um contendo 0, 1 ou 2 sementes. Assim, a maioria dos frutos em desenvolvimento em cada inflorescência são abortados. As flores polinizadas competem pelos recursos necessários para virar fruto, e há muito poucos recursos disponíveis em volta. A produção de frutos parece ser limitada pelos recursos mais do que pelo pólen, porque a remoção de um terço das flores da base ou do topo de uma inflorescência não depleciona significativamente a produção de frutos.

Para determinar se uma planta *Banksia* pode distinguir um óvulo polinizado por seu próprio pólen de um polinizado por uma outra planta, os botânicos australianos Glenda Vaughton e Susan Carthew polinizaram manualmente uma inflorescência de *Banksia* com pólen obtido da mesma planta (autopólen) e de plantas vizinhas (pólen exocruzado). Em algumas das plantas, polinizaram metade da inflorescência com autopólen e metade com pólen externo (polinização mista). Após os frutos terem se desenvolvido, contaram os frutos e as sementes em cada metade de cada inflorescência.

Comparado com a polinização externa, a autopolinização reduziu o número de sementes produzidas em 38% (24 *versus* 39 sementes por meia inflorescência) e aumentou a proporção de frutos desenvolvidos com sementes abortadas de 8% para 16% (Fig. 13.8). Estes resultados indicam claramente uma depressão por endocruzamento. Quando metade de uma inflorescência foi por polinização externa e a outra por autopolinização, o número de sementes produzidas por meia autopolinização caiu ainda mais para 14, e 28% dos frutos abortaram suas sementes. Este experimento mostra que os óvulos autopolinizados, que provavelmente têm genótipos inferiores, não se saem bem na competição com os exopolinizados. Assim, as plantas são capazes de distinguir entre sementes em desenvolvimento com base em seus genótipos. ▌

A deriva genética em pequenas populações causa perda de variação genética

Numa população de tamanho finito, na qual os movimentos individuais são ilimitados, o acasalamento pode ser completamente randômico. Na realidade, contudo, todas as populações são

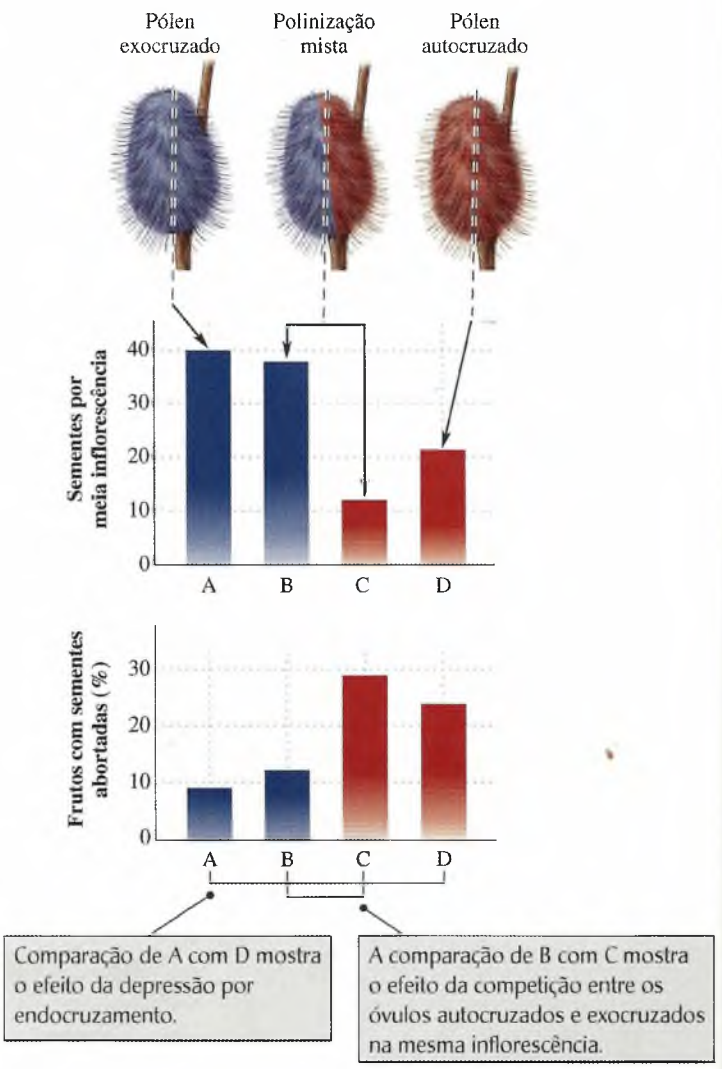


FIG. 13.8 As plantas discriminam entre o pólen autocruzado e o exocruzado. Num experimento de polinização com o arbusto australiano *Banksia spinulosa*, as duas metades das inflorescências individuais foram fertilizadas com pólen da mesma planta ou de plantas vizinhas. Os resultados mostram depressão por endocruzamento nas flores autocruzadas (D comparado com A) e discriminação adicional contra os óvulos autocruzados na competição com óvulos exocruzados crescendo na mesma inflorescência (C comparado com B). Dados de G. Vaughton e S. M. Carthew, *Biol. J. Linn. Soc.* 50:35–46 (1993).

finitas, e muitas bem pequenas. As populações preocupantes para a conservação podem ser de dezenas ou centenas de indivíduos. Em qualquer população finita, o acasalamento não pode ser completamente randômico, porque a escolha de parceiro é limitada, e todos os indivíduos são parentes em algum grau, a despeito de quão remoto o parentesco possa ser.

Coalescência

Aqui está uma propriedade marcante das populações: por causa da aleatoriedade dos nascimentos e mortes, todas as cópias de um gene específico numa população terão descendentes, somente ao acaso, de uma única cópia que existiu em algum tempo no passado, denominada de **tempo de coalescência**. Por causa da recombinação e da seleção independente de cromossomos durante a meiose, cada gene tem uma história um tanto quanto independente de descendência através das gerações de uma população, e o tempo de coalescência, portanto, varia entre os genes simplesmente ao acaso. Para genes nucleares e organismos diploides, o tempo de coalescência médio é equivalente a $4N$ gerações, onde N é o tamanho da população. Assim, na ausência da introdução de variação genética por imigração ou mutação, todas as cópias de um determinado gene numa população se tornam idênticas por descendência de uma única cópia ancestral que existiu, em média, $4N$ gerações no passado. Nesta situação, todos os indivíduos na população são homozigotos para aquele gene específico e têm cópias idênticas dele, e todos os acasalamentos entre os indivíduos são o equivalente a um autocruzamento em relação àquele gene.

A coalescência acontece através do genoma. Na ausência de mutação e migração, uma população acabará por se tornar geneticamente uniforme, com todos os indivíduos homozigotos para todos os genes. Isto é exatamente o resultado desejado pelos pesquisadores na tentativa de desenvolver populações endocruzadas em laboratório de ratos e moscas-de-frutas. Estas populações endocruzadas proporcionam uma base genética uniforme para estudos dos efeitos de introduzir mutações singulares no genoma. Contudo, o nível similar de endocruzamento é desastroso para as populações naturais.

Deriva genética

O processo pelo qual as frequências dos alelos mudam e a variação genética é perdida devido às variações randômicas na fecundidade, mortalidade e herança de cópias de genes através dos gametas masculino e feminino é chamado de **deriva genética**. A deriva genética tem seus maiores efeitos em pequenas populações, da mesma forma que a variação estocástica nas taxas de natalidade e mortalidade causa uma variação maior no tamanho da população em pequenas populações (ver Capítulo 12).

Vamos pensar sobre como a deriva genética funciona. Suponha que uma população contenha 95 homozigotos com genótipos A_1A_1 e 5 heterozigotos com os genótipos A_1A_2. Se cada indivíduo tem 50% de chance de sobreviver para se reproduzir, então a probabilidade de que todos os indivíduos A_1A_2 vão falhar em se reproduzir, simplesmente ao acaso — em cujo caso o alelo A_2 desaparecerá da população — é 1 em 32 (cerca de 3%). Mesmo se os heterozigotos produzirem filhotes, metade de seus gametas portarão os alelos A_1, e suas cópias de genes A_2 podem não ser transmitidas para a próxima geração, novamente simplesmente ao acaso. Se o alelo A_2 fosse perdido da população de um modo ou de outro, o alelo A_1 se tornaria fixo. A taxa de fixação de alelo está inversamente relacionada com o tamanho de uma população. Assim, a variação genética diminui mais rapidamente em pequenas populações do que nas grandes.

Um único episódio de população pequena, como poderia ocorrer durante a colonização de uma ilha ou de um novo *habitat* por uns poucos indivíduos originários de uma população maior, pode reduzir a variação genética na população colonizadora. Tais episódios são conhecidos como **eventos fundadores**. Quando as populações fundadoras consistem em 10 ou menos indivíduos, elas tipicamente contêm somente uma pequena amostra aleatória da variação genética total da população de origem (Fig. 13.9). Uma população que se mantém pequena por longo tempo sofre de perda adicional de variação genética devido à deriva genética. Esta situação é normalmente denominada de **gargalo populacional**. Tal situação parece ter ocorrido num passado recente na população dos guepardos no leste da África (Fig. 13.10), que não apresentam praticamente qualquer variação genética.

A fragmentação de populações naturais em pequenas subpopulações pode sujeitá-las à deriva genética. As perdas resultantes de variação genética poderiam em última instância restringir a resposta evolutiva daquelas subpopulações às pressões da seleção de ambientes variantes, tornando-as mais vulneráveis à extinção. Além disso, a perda de variação genética nos genes do grande complexo de histocompatibilidade (MHC), que estão envolvidos na função imunológica, pode reduzir a resistência natural dos indivíduos a doenças.

Tamanho efetivo de população

Na maioria dos nossos cálculos, assumimos que as populações permanecem num tamanho constante, e que todos os indivíduos contribuem igualmente para a produção da próxima geração. Na vida real, a natureza não é tão ideal. As populações variam em números e os indivíduos têm números diferentes de filhotes — alguns são até mesmo excluídos da reprodução. Para levar em conta essas variações, o geneticista de população Sewall Wright imaginou o conceito de **tamanho efetivo de população** (N_e), que pode ser pensado como o tamanho de uma população ideal que passa por deriva genética na mesma taxa que a população observada. Muitos fatores influenciam o tamanho efetivo de população, mas a variação no tamanho e a participação de indivíduos na reprodução estão entre os mais importantes.

Quando uma população varia de tamanho de geração para geração, o tamanho efetivo de população é calculado por

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t}\left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \ldots + \frac{1}{N_t}\right) = \frac{1}{t}\sum_{i=1}^{t}\frac{1}{N_i}$$

onde t é o número de gerações sobre as quais a população foi medida. N_e é a *média harmônica* do tamanho da população. Suponha que o tamanho de uma população varie em cinco gerações de 10 para 100, 50, 20 e 100 indivíduos. A média aritmética do tamanho da população é (10 + 100 + 50 + 20 + 100)/5 = 56 indivíduos. Contudo, a média harmônica, e assim o tamanho efetivo de população, é o inverso de (0,1 + 0,01 + 0,02 + 0,05 + 0,01)/5, que é 5/0,19 = 26,3 indivíduos. Neste cálculo, tamanhos menores de população contribuem mais para o tamanho efetivo de população do que tamanhos maiores de população, refletindo o fato de que todos os genes na população têm que ser transmitidos através de um número menor de indivíduos em qualquer geração. O desequilíbrio nos números de machos e fêmeas contribuindo para as gerações futuras, como ocorre em muitos sistemas de acasalamento promíscuo nos quais os poucos machos

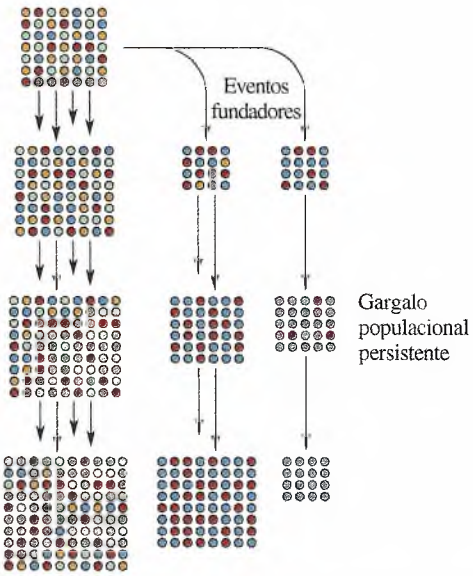


FIG. 13.9 Os eventos fundadores e os gargalos populacionais podem resultar em variação genética reduzida. Quando um pequeno grupo de indivíduos coloniza um novo *habitat*, os colonizadores levam com eles uma pequena amostra randômica dos alelos na população de origem. Persistir por longo tempo com um tamanho pequeno após uma colonização ou qualquer outra forma de declínio populacional (um gargalo populacional) resulta em perda adicional de diversidade genética por amostragem randômica do *pool* gênico de cada geração na geração seguinte.

FIG. 13.10 Os guepardos no leste da África apresentam uma variação genética virtualmente inexistente. Esta observação sugere que a população de guepardos deve ter passado recentemente por um gargalo populacional severo. Fotografia de R. E. Ricklefs.

monopolizam o acesso as fêmeas, também diminui o tamanho efetivo da população. Para aquelas partes do genoma que são transmitidas exclusivamente através de um sexo (tais como o genoma mitocondrial e o cromossomo Y), o tamanho efetivo da população é menor do que é para partes herdadas dos genitores do genoma.

O crescimento e o declínio da população deixam diferentes traços genéticos

O crescimento e o declínio da população têm efeitos diferentes na variação genética. Uma população crescente que começa pequena tem pouca variação genética, como vimos no caso da população de lobos da Escandinávia. Se a população crescer rapidamente, ela pode aumentar bastante antes que uma variação genética adicional seja introduzida por mutação ou imigração. Assim, uma população grande com pouca variação genética é sinal de que a população foi pequena num passado recente, por causa de um evento fundador ou de um gargalo persistente. Por outro lado, uma população pequena vinda de um tamanho grande retém muito de sua variação genética, porque a perda de alelos por deriva genética é um processo relativamente lento. Assim, um tamanho pequeno de população com significativa variação genética é um bom sinal de que ela já foi maior. Relações matemáticas complexas permitem aos pesquisadores estimar quão rapidamente uma população aumentou ou diminuiu, mas isto está além do escopo desta discussão. Contudo, o exemplo seguinte ilustrará o princípio envolvido.

Um levantamento da diversidade mitocondrial em várias populações de tartarugas gigantes (*Geochelone nigra*) na Ilha de Isabela, no Arquipélago Galápagos, revelou diferenças substanciais na variação genética. Lembre-se de que o genoma mitocondrial haploide é herdado de uma única unidade sem recombinação, e somente através do genitor feminino. Isabela é constituída de diversos vulcões que emergiram, e a população de tartarugas em cada um desses vulcões é geneticamente distinta. As populações de tartarugas dos vulcões do sul de Sierra Negra (100–300 indivíduos) e Cerro Azul (400–600 indivíduos) apresentam uma variação considerável, mostrando um grande número de substituições de nucleotídeos entre os haplótipos mitocondriais (Fig. 13.11). Na população maior (3.000–5.000 indivíduos) no vulcão Alcedo ao norte, contudo, a maioria dos indivíduos têm o mesmo haplótipo mitocondrial, e os poucos variantes estavam somente um único passo mutacional à frente. Isto é a assinatura característica de uma população recentemente expandida. O haplótipo mitocondrial comum na população de Alcedo ocorreu nas frequências mais baixas nas duas populações do sul. Assim, parece que a população de Alcedo foi fundada por um ou poucos indivíduos do sul e recentemente cresceu até o seu tamanho atual. Usando informação acerca da taxa de mutação no DNA mitocondrial, os investigadores estimaram que a população foi fundada entre 72.000 e 119.000 anos atrás — que corresponde à data estimada de uma maciça erupção explosiva do vulcão Alcedo, que cobriu a área com metros de cinza quente e indubitavelmente varreu a população local de tartarugas.

Coalescência, taxa de mutação e tempo

Vimos anteriormente que todas as cópias de um gene numa população podem ter rastreadas suas ancestralidades para trás até uma única cópia no passado que está a cerca de $4N$ gerações atrás para genes nucleares e N gerações para genes mitocondriais ou cloroplásticos. Sabemos que, dado suficiente tempo, cada linhagem que leva da cópia do gene ancestral até o presente é sujeita a acumular mutações. Portanto, conhecendo a taxa de mutação e o tamanho de uma geração, pode-se calcular o tempo de coalescência em anos da variação genética acumulada numa população sem ter que saber o tamanho da população. Por exemplo,

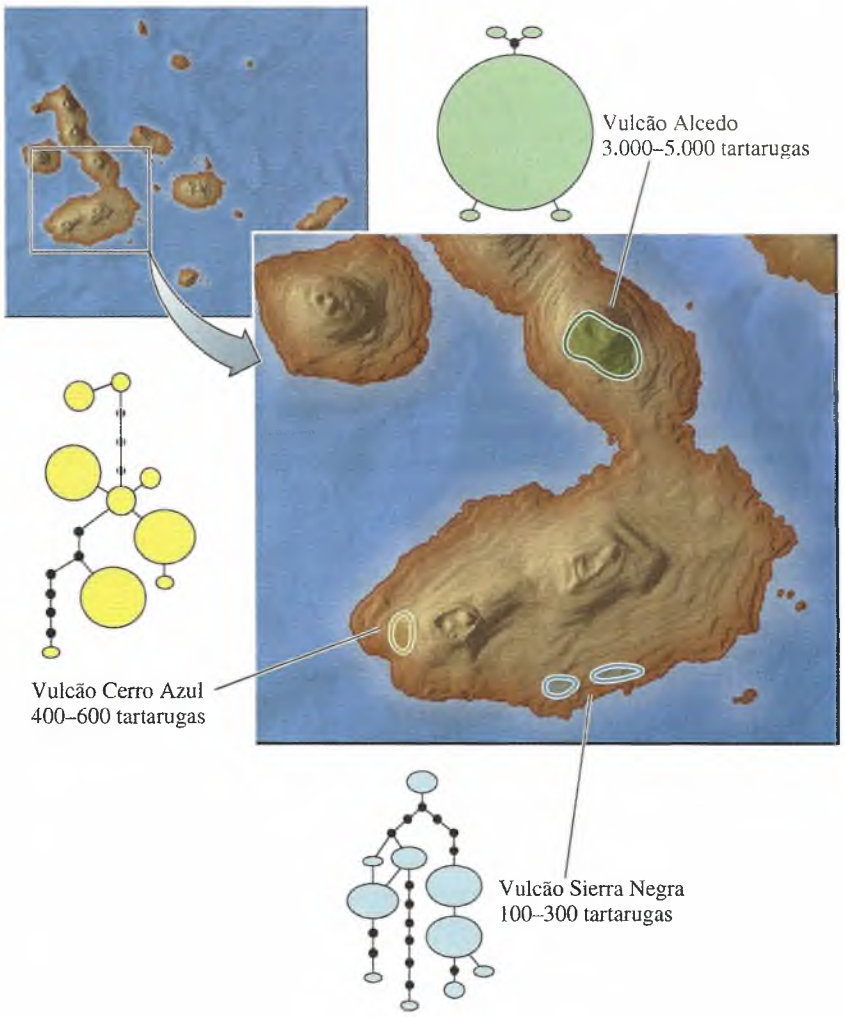


FIG. 13.11 Uma variação genética reduzida indica um evento fundador da população de tartarugas dos Galápagos. As frequências haplótipas mitocondriais para três populações das tartarugas de Galápagos na Ilha de Isabela mostra que o vulcão Alcedo foi colonizado em época relativamente recente por um ou poucos indivíduos portando um único haplótipo, também encontrado nas populações ao sul. Cada passo no diagrama de rede representa uma única substituição do nucleotídeo. O tamanho de cada elipse é proporcional ao número de indivíduos abrigando o haplótipo que ele representa. As bolinhas pequenas representam passos de mutação inferidos que produzem haplótipos não encontrados na população. Segundo L. B. Beheregaray et al., *Science* 302:75 (2003).

quando analisadas dessa maneira, todas as cópias do genoma mitocondrial na população humana atual podem ser rastreadas de volta até a única cópia que existiu aproximadamente há 140.000 anos. Algumas pessoas interpretaram erradamente este resultado para dizer que todos nós descendemos de uma única mulher viva naquela época, compreensivelmente chamada de "Eva mitocondrial". Naturalmente, esta descoberta se aplica somente ao genoma mitocondrial. Obtemos o resto de nosso genoma de muitos machos e fêmeas contemporâneos da Eva mitocondrial. Além disso, o tempo de coalescência para cada um de nossos genes nucleares seria 4 vezes aquele do genoma mitocondrial, em média, e assim a população humana atual retém muito da variação genética nuclear presente na época da Eva mitocondrial.

Como o genoma mitocondrial, o cromossomo Y humano é herdado de uma unidade única sem recombinação, e através somente de um genitor (neste caso, o masculino). Assim, seu tempo de coalescência deveria ser idêntico àquele do genoma mitocondrial, assumindo um número igual de machos e fêmeas na população. Contudo, o tempo de coalescência calculado do cromossomo Y sugere que o cromossomo Y do "Adão" de quem todos os cromossomos Y descenderam viveu somente há 60.000 anos — cerca de metade do tempo de coalescência mitocondrial. Embora as populações humanas tenham aproximadamente números iguais de machos e fêmeas, a discrepância no tempo de coalescência provavelmente reflete a variação maior no sucesso reprodutivo entre os machos e seu tamanho de população correspondentemente menos eficaz (N_e).

A perda de variação por deriva genética é equilibrada pela mutação e migração

Como vimos, a deriva genética e a coalescência em última instância fazem uma população se tornar geneticamente uniforme. Contudo, este processo inexorável pode ser revertido por mutação ou imigração, as quais introduzem novas variações genéticas na população. Estes processos se equilibram um ao outro, e uma população acaba por atingir um nível de equilíbrio de variação genética.

Mostrar a relação matemática entre o tamanho da população, a mutação ou taxa de migração e a variação genética foi o passo importante no estudo da genética populacional, o que permitiu a estimativa de cada uma dessas variáveis a partir do conhecimento das outras duas. Assim, como veremos, as medidas da variação genética podem proporcionar estimativas e taxas de mutação ou taxas de migração entre as populações.

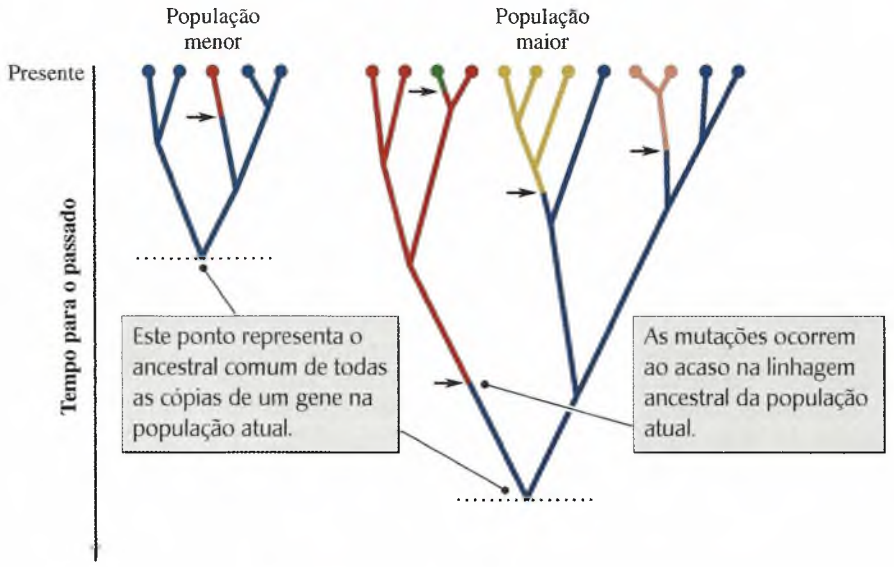


FIG. 13.12 O equilíbrio mutação–deriva preserva mais variação genética em populações maiores. Populações maiores têm tempos de coalescência maiores, o que permite mais tempo para as mutações introduzirem uma nova variação.

Equilíbrio mutação–deriva

Como vimos, a deriva genética se opõe à mutação. Os dois processos acabam por entrar em equilíbrio, em cujo ponto sua relação pode ser descrita pela equação:

$$\hat{F} = \frac{1}{4N\mu + 1}$$

onde $\hat{F}$ é o índice de fixação de equilíbrio, N é o número de indivíduos na população e μ é a taxa de mutação por cópia de alelo por geração. Note que N e μ influenciam $\hat{F}$ como um produto, e assim não se pode estimar um sem conhecer o outro. O que está o "4" fazendo lá? Pense dessa forma: cada indivíduo tem duas cópias de cada gene nuclear, cada cópia pode ser herdada através da mãe ou do pai, e assim há quatro possibilidades de herança. No caso dos genes mitocondriais ou cloroplásticos, presentes numa única cópia herdada através de um único genitor, o "4" desaparece e $\hat{F}_{\text{mitocondrial}} = 1/(N\mu + 1)$. Em quaisquer dos casos, se não há mutação ($\mu = 0$), $\hat{F}$ aumenta até 1 — uma fixação completa de todos os genes. Naturalmente, as populações de fato contêm mutação, e populações maiores resultam em índices de fixação mais baixos (Fig. 13.12), assim como taxas de mutação mais altas.

Vamos fazer um cálculo simples de $\hat{F}$ para o gene nuclear. Suponha que uma população tenha um milhão de indivíduos ($N = 10^6$) e que a taxa de mutação é uma por um milhão de alelos por geração, ou 10^{-6}. Neste caso, $\hat{F} = 1/(4 \times 10^6 \times 10^{-6} + 1) = 1/5$, ou 0,20. Para um gene mitocondrial ou cloroplástico, o tamanho de população efetivo é menor e o índice de fixação de equilíbrio é maior ($\hat{F} = 0{,}50$). Esta diferença também reflete a deriva genética quatro vezes mais rápida para os genomas mitocondriais ou cloroplásticos face aos genomas nucleares.

Se a deriva genética fosse uma força forte nas populações naturais, esperaríamos ver uma relação entre o tamanho das populações isoladas e a variação genética que contêm. Considere as populações dos gaviões de Galápagos (*Buteo galapagoensis*) nas ilhas de diferentes tamanhos no Arquipélago Galápagos. Os gaviões raramente voam entre as ilhas, assim cada ilha pode ser considerada como abrigando uma população relativamente iso-

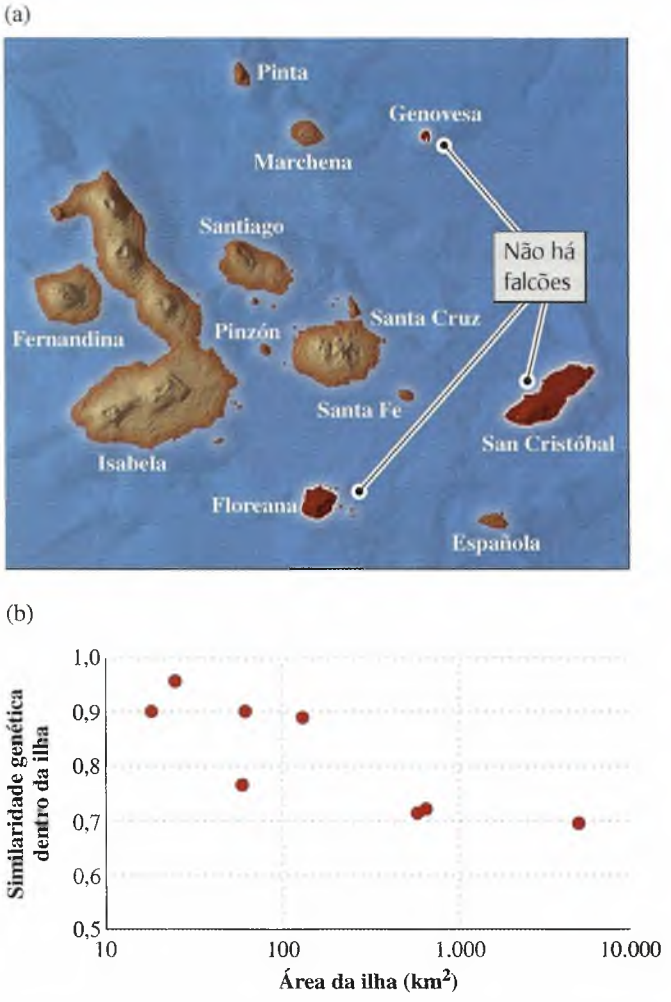


FIG. 13.13 Populações menores dos gaviões de Galápagos abrigam menos variação de minissatélite. (a) O Arquipélago Galápagos. O tamanho da população de gaviões varia em proporção à área da ilha. (b) Os indivíduos nas ilhas menores têm uma similaridade genética média mais alta devido à perda de alelos de minissatélite por deriva genética. Segundo J. L. Bollmer et al., *Auk* 122:1210-1224 (2005).

lada. A variação genética nestas populações foi estimada pelo compartilhamento de alelos minissatélites (Fig. 13.13). Se uma população de gaviões não possui variação genética e todos os indivíduos portanto têm o mesmo alelo, o nível de compartilhamento seria de 100%. O tamanho da população está relacionado com a área da ilha, e assim, quanto menor a ilha, menor a variação genética na sua população de gaviões.

Equilíbrio migração–deriva

Quando as populações se dividem em subpopulações isoladas, aquelas subpopulações passam por uma mudança genética independente através de mutação, deriva genética e seleção. Em consequência, seus *pools* genéticos começam a divergir um do outro. Este processo é oposto ao **fluxo gênico**, o processo pelo qual a migração de indivíduos entre subpopulações isoladas traz nova variação genética para aquelas subpopulações. Podemos definir a *migração* (m) quantitativamente com uma proporção de cópias de gene numa população trazidas de fora em cada geração. Este número é equivalente à proporção de indivíduos na subpopulação que nasceram em outra parte.

Assim como a deriva e a mutação entram em equilíbrio, a deriva e a migração também entram em equilíbrio, em cujo ponto

$$\hat{F}_{ST} = \frac{1}{4Nm + 1}$$

Esta equação é diretamente comparável àquela relacionando $\hat{F}$ com o tamanho da população e com a taxa de mutação. Contudo, $\hat{F}$ deve ser calculado diferentemente, porque a migração ocorre entre subpopulações, enquanto a mutação ocorre dentro de subpopulações. Ao considerar a migração, o número esperado de heterozigotos numa população não dividida serve como linha de base para comparação. Assim,

$$F_{ST} = \frac{H_{total} - \bar{H}_{subpopulação}}{H_{total}}$$

onde H_{total} é a heterozigoticidade esperada se todas as subpopulações estivessem completamente misturadas e $\bar{H}_{subpopulação}$ é a proporção média de heterozigotos observados nas subpopulações. Se a população não fosse dividida, H_{total} e $\bar{H}_{subpopulação}$ seriam o mesmo, e F_{ST} seria igual a 0. Se um alelo diferente fosse fixado em cada subpopulação, então os valores de $\bar{H}_{subpopulação}$ seriam 0, e F_{ST} seria igual a $H_{total}/H_{total} = 1$.

Para ilustrar o cálculo de F_{ST}, considere três subpopulações de ilha que têm as seguintes frequências de três alelos:

	Alelo				
	A_1	A_2	A_3	Total	H
Ilha 1	0,50	0,30	0,20	1,00	0,62
Ilha 2	0,30	0,40	0,30	1,00	0,66
Ilha 3	0,10	0,50	0,40	1,00	0,58
Combinado	0,30	0,40	0,30	1,00	0,66

A proporção esperada de heterozigotos em cada população é 1 menos a soma das frequências de homozigotos, que são as proporções quadradas de cada um dos alelos, isto é, $H = 1 - p_{A_1}^2 + p_{A_2}^2 + p_{A_3}^2$. Estes valores são:

$$H_{Ilha\ 1} = 1 - 0{,}50^2 + 0{,}30^2 + 0{,}20^2 = 0{,}25 + 0{,}09 + 0{,}04 = 0{,}62$$
$$H_{Ilha\ 2} = 0{,}66;$$
$$H_{Ilha\ 3} = 0{,}58;$$
$$H_{total} = 0{,}66.$$

A média das subpopulações é $\bar{H}_{subpopulação} = (0{,}62 + 0{,}66 + 0{,}58)/3 = 0{,}62$. Assim, $F_{ST} = (0{,}66 - 0{,}62)/0{,}66 = 0.061$. Agora, podemos rearranjar a equação $\hat{F}_{ST} = 1/(4Nm + 1)$ para obter

$$Nm = 1/4\ (1 - F_{ST})/F_{ST}$$

Para este exemplo, $Nm = 3{,}8$. Como Nm é o produto do número de indivíduos na subpopulação e a proporção desses indivíduos nascidos em qualquer parte, ele estima o número absoluto de imigrantes por geração em cada uma das subpopulações. Como uma regra geral, tão pouco quanto um imigrante por geração ($F_{ST} = 0{,}20$, $Nm = 1$) é considerado suficiente para impedir a diferenciação genética de subpopulações com relação aos genes que não têm efeitos no ajustamento.

A seleção em ambientes espacialmente variáveis pode diferenciar as populações geneticamente

A seleção natural pode levar à diferenciação genética das populações, mesmo em face de um considerável fluxo gênico. Quando a diferença nas pressões de seleção entre dois locais é forte em relação à taxa de fluxo gênico entre eles, as diferenças nas frequências de alelos podem ser mantidas pela seleção natural diferencial. Esta situação normalmente resulta numa mudança

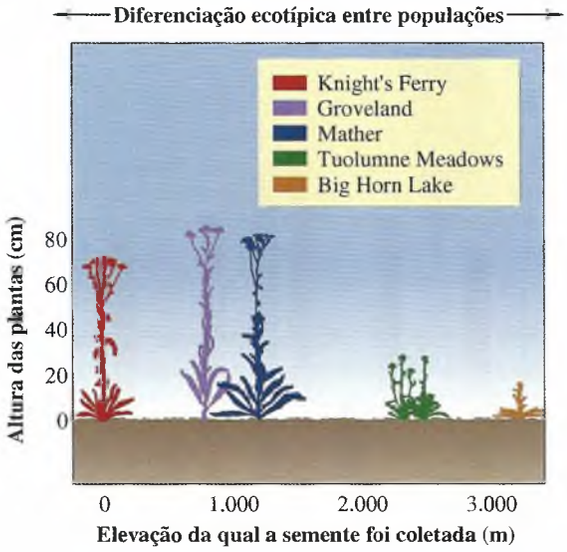


FIG. 13.14 Os indivíduos de uma espécie podem apresentar uma variação geográfica de base genética. A diferenciação ecotípica entre as populações da mil-folhas (*Achillea millefolium*) foi demonstrada coletando-se sementes de elevações diferentes e cultivando-as sob condições idênticas num jardim comum. Os fenótipos das plantas diferiram mesmo quando elas foram cultivadas sob condições idênticas. Segundo J. Clausen, D. D. Keck, e W. M. Hiesey, *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 58:1–129 (1948).

gradual nas frequências dos alelos, ou nos caracteres fenotípicos sob influência genética, até um certo ponto.

Os botânicos reconhecem há muito tempo que os indivíduos de uma espécie crescendo em diferentes *habitats* podem apresentar formas variantes correspondentes às condições locais. Em muitos casos, estas diferenças resultam de respostas de desenvolvimento (veja o Capítulo 6). Contudo, experimentos em algumas espécies revelaram adaptações genéticas às condições locais. No início do século 20, o botânico sueco Göte Turesson coletou sementes de várias espécies de plantas, cada uma das quais vivia em diversos ambientes — por exemplo, solos alcalinos *versus* solos ácidos — e as cultivou juntas em seu jardim. Este método é denominado de **experimento de jardim comum**. Ele descobriu que, mesmo quando cultivadas sob condições idênticas, muitas das plantas apresentavam formas diferentes que dependiam de seu *habitat* de origem. Turesson sugeriu que essas formas, que chamou de **ecótipos**, representam linhagens geneticamente diferenciadas de uma população, cada uma restrita a um *habitat* específico. Como ele cultivou suas plantas sob condições idênticas, percebeu que as diferenças entre os ecótipos deveriam ter uma base genética, e que elas devem ter resultado de uma diferenciação evolutiva na espécie de acordo com o *habitat*.

Os experimentos com a mil-folhas (*Achillea millefolium*) também revelaram variações ecotípicas. Esta planta cresce em muitos *habitats*, variando desde o nível do mar até mais de 3.000 m de altitude. As plantas cultivadas de sementes coletadas de várias elevações, mas cultivadas juntas no nível do mar em Stanford, Califórnia, mantiveram os tamanhos distintos e níveis de produção de semente típicos das populações das quais vieram (Fig. 13.14).

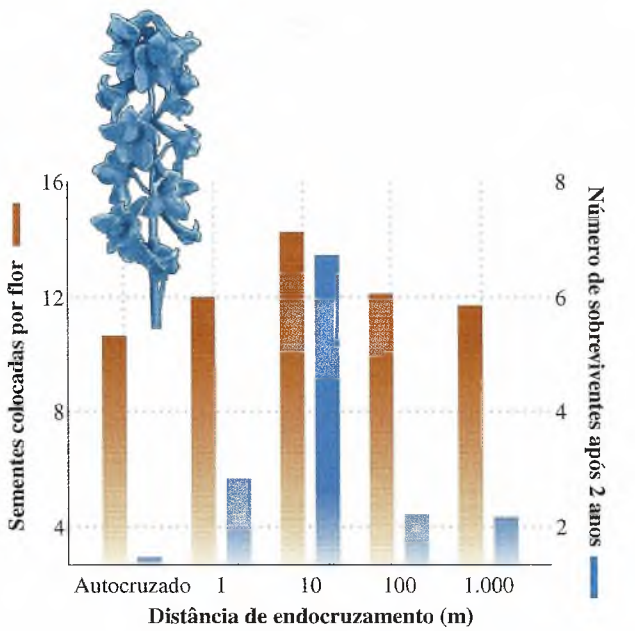


FIG. 13.15 A distância de exocruzamento ótimo equilibra os riscos do endocruzamento e do acasalamento com indivíduos adaptados a condições diferentes. O número de sementes colocadas por flor e o número de sementes (das 98) que produziram plantas que sobreviveram após os 2 anos variou, dependendo da distância a partir da qual o pólen foi obtido. Os dados mostram uma distância de exocruzamento ótima de cerca de 10 m. Segundo M. V. Price e N. M. Wasser, *Nature* 277:294–297 (1979).

Em ambientes heterogênicos, sejam naturais ou artificiais, a adaptação a fragmentos de *habitat* específicos aumenta o ajustamento. Assim, se acasalar com indivíduos distantes que estão adaptados a diferentes condições de *habitat* pode reduzir o ajustamento da progênie. Diversos estudos têm relatado uma **distância de exocruzamento ótima** em populações de plantas. Indivíduos próximos são provavelmente parentes próximos. Indivíduos distantes são provavelmente adaptados a condições diferentes. A distância de exocruzamento ótima deve estar em algum lugar no meio do caminho. Num estudo conduzido no Centro de Colorado, Mary Price e Nicolas Wasser fertilizaram flores da

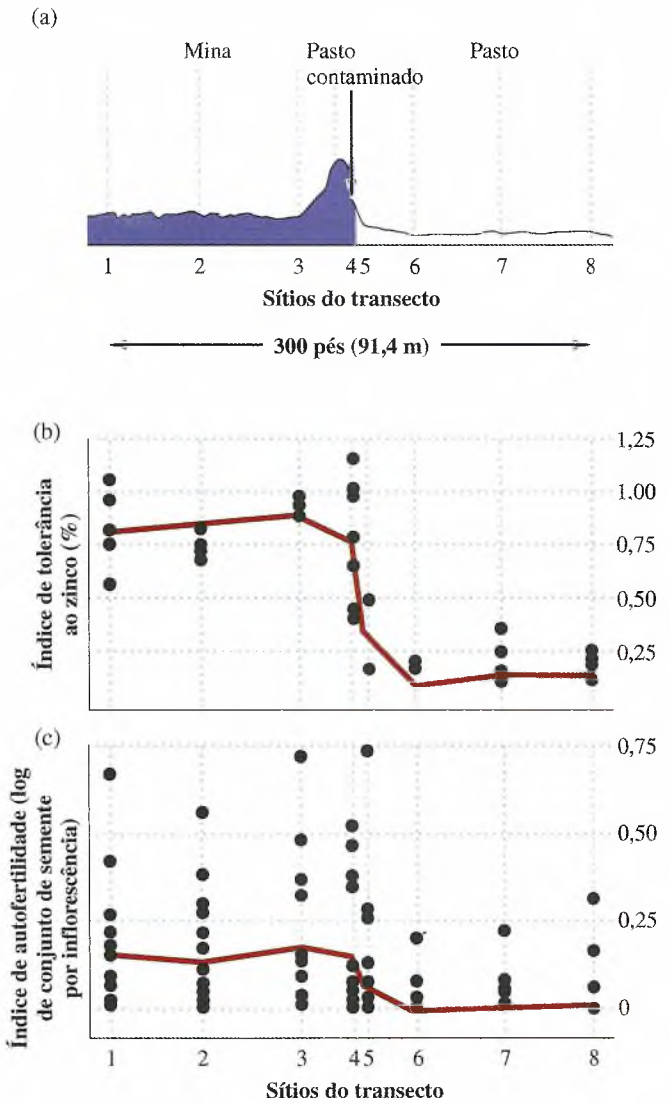


FIG. 13.16 A evolução de tolerância ao zinco em plantas ocorreu em pequenas escalas espaciais. O feno-de-cheiro (*Anthoxanthum odoratum*), que cresce em solos derivados de drenagem de minas em Trelogan, North Wales, United Kingdom, desenvolveu tolerância para altas concentrações de zinco em poucas dezenas de gerações. (a) Um gradiente forte nas concentrações de zinco no solo existe na fronteira entre a mina e um pasto adjacente. (b) A tolerância ao zinco das plantas varia fortemente ao longo da fronteira. (c) A autofertilidade aumentou nas plantas nas drenagens de minas como um mecanismo para evitar o fluxo gênico de plantas intolerantes no pasto. Segundo J. Antonovics e A. D. Bradshaw, *Heredity* 25:349–362 (1970).

esporinha *Delphinium nelsoni* com pólen da mesma planta e com pólen de indivíduos localizados em distâncias de 1, 10, 100 e 1.000 m. O número de sementes postas por flor foi maior quando o pólen veio de indivíduos de 10 m de distância e menor para autopolinização e para pólen de indivíduos de 1.000 m de distância. Além disso, quando estas três sementes foram plantadas, a sobrevivência de 1 e 2 anos foi maior entre os brotos do acasalamento na distância de exocruzamento ótima de 10 m (Fig. 13.15).

A diferenciação ecotípica, mesmo à distância de somente uns poucos metros, tem sido observada onde pressões de seleções contrastantes são fortes o bastante para sobrepujar a migração de indivíduos, as sementes ou o pólen entre fragmentos de *habitat*. As pressões de seleção podem diferir fortemente em distâncias curtas, onde as propriedades do solo refletem fronteiras definidas na geologia subjacente. Tais fronteiras ocorrem naturalmente nas bordas dos afloramentos de serpentina, por exemplo, mas as atividades humanas podem também criar transições ambientais marcantes. Os solos que se desenvolvem em drenagens de minas podem exercer uma pressão de seleção forte para a tolerância a metais tóxicos, tais como cobre, chumbo, zinco e arsênico, o que contrasta fortemente com a pressão de seleção nos solos naturais adjacentes (Fig. 13.16). Onde uma variação genética adequada existe, concentrações altas de metais no solo selecionam populações de plantas que toleram aquelas concentrações numa questão de poucas gerações. Nestas circunstâncias, o fluxo gênico através das fronteiras ambientais poderia introduzir genótipos intolerantes para dentro de populações tolerantes. Os investigadores descobriram evidências para uma autocompatibilidade aumentada em populações tolerantes, o que impede o exocruzamento e mantém a integridade do *pool* gênico adaptado localmente.

Claramente, a diferenciação ecotípica e o fluxo gênico podem influenciar a diversidade dos genótipos, e os traços genéticos que estes processos, assim como a deriva genética, mutação e a migração, deixam em padrões de variação genética podem nos dizer muito sobre a estrutura das populações, particularmente aquelas com alto risco de extinção. Contudo, para a maioria dos atributos importantes para as relações ecológicas de organismos com seus ambientes, a seleção natural permanece a força dominante.

RESUMO

1. Todas as populações contêm variação genética abundante, o que proporciona informações valiosas para o estudo dos processos populacionais.

2. A fonte última de variação genética numa população é a mutação. As mutações são mudanças na sequência das subunidades de nucleotídeos que formam as moléculas de DNA. As mutações com efeitos fenotípicos tendem a ser danosas para o organismo, mas a maioria das mutações não têm significância funcional para o organismo, e assim são "silenciosas" ou "neutras" em relação ao ajustamento individual.

3. Marcadores genéticos úteis em estudos de população incluem variação nas sequências de nucleotídeos em partes não genéticas do genoma, tais como nos microssatélites. Os marcadores genéticos podem ser usados para estudar taxas de dispersão de indivíduos no interior e entre as populações, padrões de acasalamento, e a história da mudança no tamanho e distribuição da população, assim como os dois resultados da evolução pela seleção natural.

4. A variação genética é mantida nas populações por mutação, migração e seleção dependente da frequência em ambientes variáveis.

5. As frequências de genótipos homozigotos e heterozigotos numa população grande, de acasalamento randômico, na ausência de seleção, mutação e migração podem ser estimadas pela lei de Hardy–Weinberg. Esta lei estabelece que os alelos com frequências p e q formarão genótipos homozigotos com frequências p^2 e q^2 e heterozigotos com frequência $2pq$.

6. Os desvios do equilíbrio de Hardy–Weinberg podem ser causados por mutação, migração, acasalamento não randômico, tamanho de população pequeno ou seleção natural.

7. O acasalamento não randômico ocorre quando os indivíduos se acasalam preferencialmente com outros indivíduos com genótipos semelhantes (acasalamento seletivo positivo) ou com parentes próximos (endocruzamento), ou evitam tal acasalamento seletivo negativo. O acasalamento não randômico muda as frequências e os genótipos numa população, mas não as frequências dos alelos.

8. O endocruzamento tende a reduzir a frequência de heterozigotos numa população. Uma frequência alta de homozigotos pode levar à depressão por endocruzamento.

9. O coeficiente de endocruzamento, também conhecido como índice de fixação (F), mede o desvio da frequência observada de heterozigotos numa população do equilíbrio de Hardy–Weinberg. F aumenta com cada geração de autocruzamento ou endocruzamento.

10. Em populações pequenas, simplesmente por acaso, todas as cópias de um gene são descendentes de um único ancestral comum que existiu em algum tempo do passado, conhecido como tempo de coalescência. A perda da variação genética por processos estocásticos que causam coalescência é conhecida como deriva genética.

11. Como a deriva genética é mais rápida e o tempo de coalescência é menor em pequenas populações, a variação genética diminui em proporção com o tamanho da população. As populações podem perder variação genética através de eventos fundadores, nos quais novas populações são formadas por um pequeno número de indivíduos, e gargalos populacionais, nos quais as populações existem em tamanhos pequenos por longos períodos.

12. O tamanho efetivo da população (N_e), que é o tamanho de uma população ideal que passa por deriva genética na mesma taxa que uma população observada, leva em consideração a variação temporal nos números dos indivíduos e no desvio de uma razão sexual equilibrada.

13. Populações recentemente fundadas e populações que se recuperam de gargalos tendem a ter uma variação genética relativamente pequena para seu tamanho, enquanto populações em declínio guardam uma variação genética maior. Assim, a variação genética pode ser usada para reconstruir a história do tamanho da população.

14. A tendência de uma população em perder variação genética por deriva genética é equilibrada pela mutação. Estes dois processos acabam por atingir um equilíbrio, em cujo ponto o índice de fixação para o gene é inversamente relacionado com o produto do tamanho da população e a da taxa de mutação.

15. Uma subdivisão de população resulta em diferenciação genética de subpopulações, o que se opõe à migração de indivíduos entre elas. A taxa de migração pode ser estimada comparando-se a heterozigoticidade nas subpopulações com a esperada heterozigoticidade de uma população completamente misturada (F_{ST}).

16. As pressões de seleção diferenciais em subpopulações pode resultar na variação das frequências dos alelos numa área geográfica, mesmo quando existe um fluxo gênico em oposição.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e confronte o processo que serve como fonte de variação genética com os processos que mantêm a variação genética.

2. Como é que a seleção natural pode reduzir a variação genética dentro de certo ambiente mas mantê-la entre ambientes diferentes?

3. Sob as hipóteses da lei de Hardy–Weinberg, por que o processo da reprodução sexual não produz mudança evolutiva?

4. Se dois alelos para um atributo (A_1 e A_2) estão presentes nas frequências de 0,6 e 0,4, respectivamente, quais serão as frequências dos três genótipos possíveis no equilíbrio de Hardy–Weinberg?

5. Explique como os acasalamentos seletivos alteram as frequências dos genótipos sem alterar as frequências dos alelos.

6. Como a deriva genética, os eventos fundadores e os gargalos populacionais afetam a diversidade genética diferentemente?

7. Se a frequência esperada de heterozigotos numa população (baseado na lei de Hardy–Weinberg) é 0,4, mas a frequência observada é 0,2, qual é o coeficiente de endocruzamento?

8. Por que o endocruzamento produz filhotes que sobrevivem menos bem?

9. Se uma população de elefantes é pequena, mas retém uma alta diversidade genética, o que poderia você concluir acerca da história daquele tamanho de população e por quê?

10. Que processos podem fazer populações espacialmente separadas possuírem diferenças genéticas?

LEITURAS SUGERIDAS

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Avise, J. C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution.* Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Bollmer, J. L., et al. 2005. Population genetics of the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): Genetic monomorphism within isolated populations. *Auk* 122:1210–1224.

Charlesworth, D., and B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237–268.

Gilbert, D. A., et al. 1990. Genetic fingerprinting reflects population differentiation in the California Channel Island fox. *Nature* 344:764–767.

Hedrick, P. W., and S. T. Kalinowski. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:139–162.

Heschel, M. S., and K. N. Page. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9:126–133.

Ingman, M., et al. 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 408:708–713.

Keller, L. F. 1998. Inbreeding and its fitness effects in an insular population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution* 52:240–250.

Keller, L. F., and D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17:230–241.

Merola, M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus:* Implications for conservation. *Conservation Biology* 8:961–971.

O'Brien, S. J., et al. 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227:1428–1434.

Ouborg, N. J., Y. Piquot, and J. M. Van Groenendael. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87:551–568.

Price, M. V., and N. M. Wasser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* 277:294–297.

Ralls, K., J. D. Ballou, and A. Templeton. 1988. Estimates of the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* 2:185–193.

Rohde, D. L. T., S. Olson, and J. T. Chang. 2004. Modelling the recent common ancestry of all living humans. *Nature* 431:562–566.

Vilà, C., et al. 2002. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society of London* B 270:91–97.

CAPÍTULO 14

As Interações entre as Espécies

Quando o cacto-pera-espinhosa (*Opuntia*) foi introduzido na Austrália como planta ornamental e para estabelecer cercas-vivas para pastos, espalhou-se rapidamente no continente ilha, cobrindo milhares de acres de valiosos pastos e áreas cultiváveis. Após diversas tentativas malsucedidas para erradicar a planta, a mariposa-do-cacto (*Cactoblastis cactorum*) foi introduzida da América do Sul nos anos 1920. A lagarta da mariposa-do-cacto se alimenta dos brotos que crescem do pera-espinhosa e rapidamente destrói a planta — literalmente eliminando-a na raiz e inoculando-a com vários patógenos e organismos causadores de apodrecimento.

Uma vez que se estabeleceu na Austrália, a mariposa-do-cacto exerceu um controle tão efetivo que, dentro de poucos anos, o pera-espinhosa se tornou uma praga do passado (Fig. 14.1). A mariposa-do-cacto tinha desde então se introduzido na África do Sul e Havaí para controlar as espécies introduzidas de *Opuntia*. Desde sua introdução nas West Indies para fins de controle, contudo, as mariposas invadiram o México e a Flórida, onde ameaçam as espécies nativas de *Opuntia*.

A mariposa-do-cacto não erradicou o pera-espinhosa na Austrália porque o cacto ainda consegue se dispersar para áreas livres da mariposa, dessa forma mantendo-se um salto à frente da mariposa. Assim, a população de cacto mantém um equilíbrio de baixo nível num mosaico de contínuo deslocamento de fragmentos isolados, como numa metapopulação. De fato, um observador casual provavelmente nunca adivinharia que a mariposa-do-cacto mantém o pera-espinhosa nos seus níveis atuais de baixa população porque as mariposas são escassas nas áreas remanescentes de cacto na Austrália de hoje (a mesma mariposa provavelmente controla as populações de pera-espinhosa em algumas áreas da sua terra nativa na América do Sul, mas seu papel decisivo poderia ter passado despercebido se o experimento adequado não tivesse sido executado na Austrália).

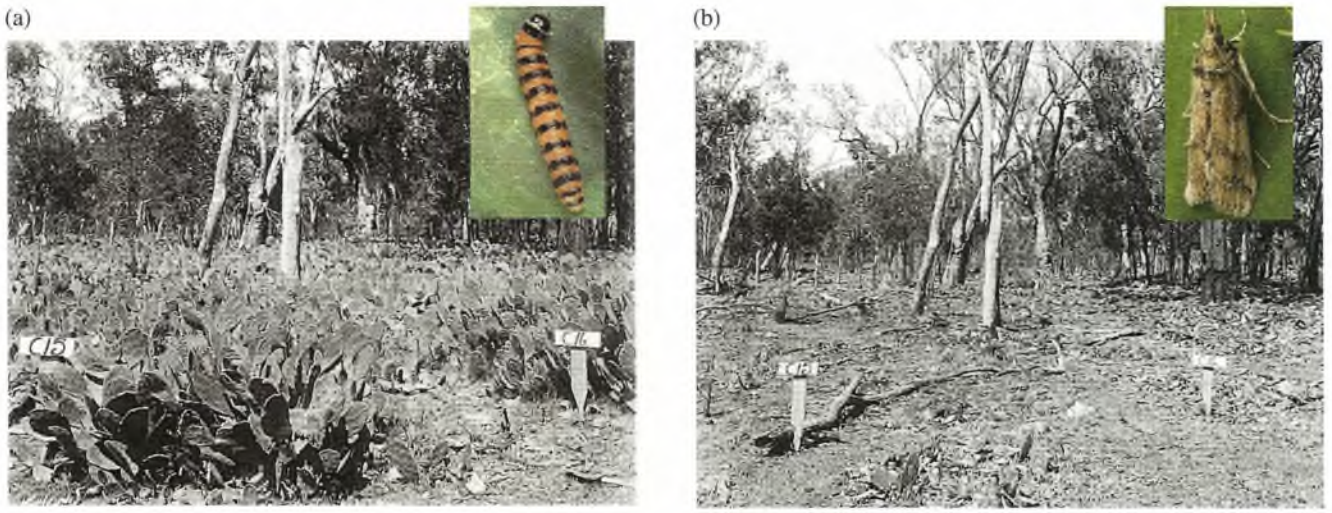


FIG. 14.1 A população de cacto-pera-espinhosa é controlada pelo seu predador, a mariposa-do-cacto. Fotografias de um pasto em Queensland, Austrália, (a) 2 meses antes e (b) 3 anos após a introdução da mariposa-do-cacto para controlar o cacto-pera-espinhosa. Fotos principais de A. P. Dodd, em A. Keast, R. L. Crocker e C. S. Christian (eds.). *Biogeography and Ecology in Australia*. W. Junk, The Hague (1959), cortesia de W. H. Haseler, Department of Lands, Queensland, Australia. Fotos inseridas de (a) D. Habeck and F. Bennet, University of Florida, e (b) Peggy Greb/Agricultural Services/U.S. Department of Agriculture.

O exemplo cacto/mariposa-do-cacto mostra a influência potencialmente forte dos consumidores sobre as populações-recurso.[1] As interações consumidor–recurso são apenas um dos muitos tipos de interações entre as espécies que influenciam as populações de espécies e sua evolução através da seleção natural. Este capítulo proporciona uma breve análise dos muitos tipos de interações de espécies na natureza, incluindo tanto as relações antagonistas quanto mutuamente benéficas. Estas interações definem a estrutura das comunidades e sistemas biológicos e influenciam o funcionamento daqueles sistemas. Elas também realçam a influência decisiva do ambiente biológico sobre o comportamento dos indivíduos, a demografia das populações e a evolução das espécies.

[1]N.T.: Populações que são, elas próprias, recursos alimentares para outras populações.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Todos os organismos estão envolvidos em interações consumidor–recurso
- A dinâmica de interações consumidor–recurso reflete as respostas evolutivas mútuas
- Os parasitas mantêm uma delicada relação consumidor–recurso com seus hospedeiros
- A herbivoria varia com a qualidade das plantas como recursos
- A competição pode ser o resultado indireto de outros tipos de interações
- Os indivíduos de diferentes espécies podem colaborar em interações mutualistas

As relações predador–presa, herbívoro–planta e parasita–hospedeiro são todas exemplos das **interações consumidor–recurso**, que organizam as comunidades biológicas em cadeias alimentares, ao longo das quais a energia dos alimentos é passada através do ecossistema. É típico de interações consumidor–recurso que os consumidores se beneficiem individualmente e seus números possam aumentar, enquanto as populações–recurso diminuem. Assim, enquanto a energia e os nutrientes se movem para cima numa cadeia alimentar, as populações são controladas tanto por baixo, pelos recursos, quanto por cima, pelos consumidores.

Embora as interações consumidor–recurso constituam a relação ecológica mais fundamental entre as espécies, estas interações são a base para dois tipos adicionais de interações: competição e mutualismo. Quando dois consumidores compartilham o mesmo recurso, cada um reduz a disponibilidade daquele recurso para o outro, e eles são ditos estarem engajados numa *competição*. Como vimos no Capítulo 16, a competição influen-

TABELA 14.1 Uma classificação dos tipos de interações entre as espécies baseada em seus efeitos mútuos

Efeito na espécie 1	Efeito na espécie 2	Tipo de interação
+	−	As interações consumidor–recurso, incluindo predador–presa, herbívoro–planta e parasita–hospedeiro
−	−	Competição
+	+	Mutualismo
+	0	Comensalismo
−	0	Amensalismo, talvez a maioria incidental

cia os processos populacionais e pode determinar se uma população pode persistir num determinado ambiente.

O **mutualismo** é uma interação entre duas espécies com benefícios para ambas. Ele assume diversas formas, mas os parceiros nos mutualismos geralmente suprem recursos complementares ou serviços. Por exemplo, muitos insetos polinizam as plantas em troca do néctar ou de recompensas de pólen; as bactérias nas raízes das plantas proporcionam nitrogênio para seus hospedeiros em troca de fontes de carbono; os mamíferos ruminantes, como os carneiros e o gado, mantêm bactérias em compartimentos especializados em seus estômagos, e em troca as bactérias digerem os compostos das plantas que os ruminantes não podem digerir.

As interações das espécies podem ser classificadas adequadamente pelo efeito de cada espécie sobre a outra. Quando consideramos que uma espécie pode se beneficiar de uma interação (+), sofrer (−) ou não ser afetada (0), as combinações possíveis de efeitos são +/−, −/−, +/+, +/0 ou −/0 (0/0 representa a ausência de qualquer interação consequente), como resumido na Tabela 14.1.

As interações +/0 (comensalismo) e −/0 (amensalismo) são comuns na ecologia e importantes para muitas populações, mas não são frequentemente consideradas em estudos experimentais e teóricos por causa da ausência de uma dinâmica mútua entre os dois participantes. Por exemplo, quando uma ave coloca seu ninho numa árvore, ou um caranguejo ermitão usa a concha de um caracol morto anteriormente, a ave e o caranguejo ganham uma forma de se protegerem dos predadores (+), mas as populações de árvores e caracóis não são afetadas (0). Quando um elefante amassa um gafanhoto sob seus pés, a população de gafanhotos sofre (−), mas o elefante não é afetado (0). Teremos pouco mais a dizer sobre estas interações na natureza.

O outro termo comumente usado para descrever alguns tipos de interações de espécies é a **simbiose** (literalmente, "viver junto"), que se refere aos indivíduos de espécies diferentes que vivem em associação íntima. Muitos casos de simbioses envolvem parceiros em mutualismos cujas vidas estão intimamente interrelacionadas, como as algas e os fungos, que constituem os liquens. Contudo, o termo *simbiose* também se estende aos parasitas que vivem dentro de seus hospedeiros; ambas as partes das relações são especificamente adaptadas para manter o delicado equilíbrio entre a vida e a morte. À medida que encontrarmos as várias relações entre as espécies em mais detalhe, você deverá manter em mente a infindável complexidade destas interações e as fronteiras pouco distintas entre a predação, o parasitismo e o mutualismo. Para começar nossa discussão, voltaremos nossa atenção para a relação elementar consumidor–recurso.

Todos os organismos estão envolvidos em interações consumidor–recurso

As interações consumidor–recurso são as interações mais fundamentais da natureza porque todos os organismos não fotossintéticos devem comer, e todos sofrem o risco de serem comidos. Os consumidores podem ter muitos nomes. Os mais familiares são predador, parasita, parasitoide, herbívoro e detritívoro. Do ponto de vista das interações das espécies, algumas destas distinções são úteis, mas outras podem ser confusas. Vamos começar com **predador**. As imagens de uma coruja comendo um rato ou de uma aranha comendo uma mosca capturam a essência da predação (Fig. 14.2). Os predadores capturam os indivíduos e os consomem, desta forma os retirando da população de presa e ganhando nutrição para sustentar sua própria reprodução.

FIG. 14.2 Os leões africanos são especializados em perseguir grandes presas. Com suas pernas e mandíbulas poderosas, os leões podem subjugar presas um tanto quanto maiores do que eles mesmos. Mas como não podem manter velocidade sobre longas distâncias, uma caça bem-sucedida se baseia na furtividade e surpresa. Fotografia por Peter Blackwell/naturqpl.com.

FIG. 14.3 As vespas parasitoides se desenvolvem dentro de larvas ou pupas de outros insetos. Fotografia de Scott Bauer.

Por outro lado, um **parasita** consome partes do organismo de uma presa viva, ou **hospedeiro**. Os parasitas se anexam ou invadem os corpos de seus hospedeiros e se alimentam de seus tecidos, sangue ou alimento parcialmente digerido em seus intestinos. Os parasitas que causam sintomas de doença são chamados de *patógenos*. Embora o parasitismo possa aumentar a probabilidade da morte do hospedeiro por outras causas, ou reduzir sua fecundidade, um parasita geralmente não remove, por si só, um indivíduo da população de hospedeiros. De fato, seria contrário aos melhores interesses do parasita matar o hospedeiro do qual ele se alimenta e depende para sobreviver.

Parasitoide é o termo aplicado às espécies de vespas e moscas cujas larvas consomem os tecidos de hospedeiros vivos — normalmente os ovos, as larvas ou as pupas de outros insetos. Esta estratégia inevitavelmente leva à morte do hospedeiro, mas não até que as larvas parasitoides tenham completado seu desenvolvimento e pupado (Fig. 14.3). Os parasitoides se assemelham aos parasitas, porque residem dentro e comem os tecidos de um hospedeiro vivo, e aos predadores, porque inevitavelmente matam seus hospedeiros. Sem surpresa, os parasitoides têm seus próprios parasitas, os quais são chamados de *hiperparasitoides*.

Os **herbívoros** comem plantas inteiras ou partes de plantas. Do ponto de vista das relações consumidor–recurso, os herbívoros funcionam como predadores quando consomem plantas inteiras, e como parasitas, quando consomem tecidos de plantas vivas mas não matam suas vítimas. Assim, um cervo pastando umas poucas folhas e caules funciona como um parasita, enquanto um carneiro que consome uma planta inteira, arrancando-a pela raiz e macerando-a em partes sem vida, funciona como um predador. O consumo de uma porção dos tecidos de uma planta é denominado de **pastagem (*grazing*)** (quando aplicado a gramíneas e outras vegetações herbáceas, e a algas) ou **ramoneio (*browsing*)** (quando aplicada à vegetação lenhosa).

Os **detritívoros** consomem material orgânico morto — como serapilheira, fezes e carcaças — e portanto não têm efeito direto sobre as populações que produzem estes recursos. Em outras palavras, a detritivoria é uma interação comensal (+/0). Como eles vivem dos rejeitos de outras espécies, os detritívoros não afetam diretamente a abundância de seu suprimento de alimento, e suas atividades não influenciam normalmente a evolução das fontes de vida de seus alimentos. Os detritívoros são importantes na reciclagem dos nutrientes nos ecossistemas, como veremos no Capítulo 22. Contudo, como as populações de detritívoros geralmente não estão dinamicamente acopladas às populações de seus recursos, não serão consideradas mais neste capítulo.

Os vários tipos de interações consumidor–recurso que acabamos de descrever podem ser organizados de forma útil de acordo com a duração e a "intimidade" da relação entre as espécies interagindo, e a probabilidade de que a interação levará à morte dos indivíduos-recurso (Tabela 14.2).

A dinâmica de interações consumidor–recurso reflete respostas evolutivas mútuas

Os organismos-recurso têm tantas táticas para evitar serem comidos como seus consumidores têm para os caçá-los. Por causa do ajustamento de ambos estar num impasse, as respostas evolutivas constantemente ajustam as relações entre consumidores e seus recursos, como descreveremos em mais detalhes no Capítulo 17. As imagens comuns de gato e rato ou aranha e mosca poderiam levar a pensar que os consumidores têm a faca e o queijo. Contudo, esconder-se, escapar e muitos outros tipos de táticas de defesa podem ser eficientes, dependendo das circunstâncias particulares de uma relação consumidor–recurso. Por exemplo, as gramíneas oferecem pouco espaço para se esconder para os cervos, antílopes e outros pastadores, assim sua fuga depende de detectarem precocemente os predadores e de movimentos furtivos. As plantas não podem fugir como os animais, mas muitas produzem espinhos e químicos defensivos que dissuadem os herbívoros.

Onde os animais são capazes de se esconder ou procurar refúgio em *micro-habitats* mais seguros, eles são frequentemente sensíveis à presença de predadores, e ajustam seu comportamento de acordo. Pequenos peixes que vivem em pequenos lagos com peixes predadores maiores evitam as melhores áreas de alimentação em água aberta e passam uma parte de seu tempo nadando em leitos de algas mais seguros próximo às margens. O seguinte caso de estudo mostra, contudo, que ficar fora de perigo pode ter seus custos.

TABELA 14.2 Uma classificação das interações consumidor–recurso

	Probabilidade de morte do organismo-recurso	
Duração e/ou intimidade da associação	Baixa	Alta
Curta e casual	Pastadores e ramoneiros	Predadores; predadores de semente
Longa e íntima	Parasitas e muitos herbívoros artrópodes	Parasitoides

Fonte: A. J. Pollard, in R. S. Fritz and E. L. Simms (Eds.), *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*, University of Chicago Press, Chicago (1992), pp. 216–239.

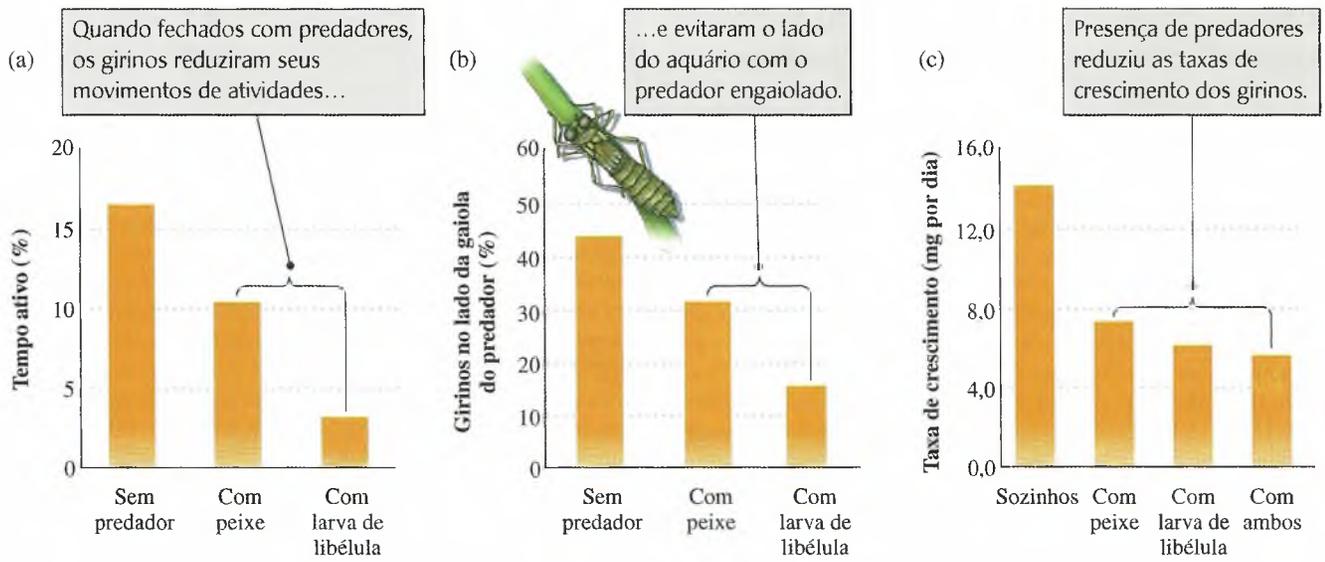


FIG. 14.4 Evitar predadores pode resultar em taxas de crescimento reduzidas. Relyea e Werner engaiolaram girinos de rã-touro com e sem predadores engaiolados (peixes e larvas de libélulas) e registraram (a) os níveis de atividade dos girinos, (b) o número de girinos encontrados no lado do aquário onde a gaiola do predador estava localizada e (c) as taxas de crescimento dos girinos. As larvas de libélula, em particular, levaram a uma atividade reduzida, evitando as áreas próximas aos predadores e reduzindo as taxas de crescimento em parte dos girinos. Segundo R. A. Relyea e E. E. Werner, *Ecology* 80:2117-2124 (1999).

ECÓLOGOS EM CAMPO

Evitação de predador e desempenho de crescimento nas larvas de sapos. Manter-se a salvo de predadores demanda compromissos. Quando as presas devem permanecer em áreas de alimentação pobre para evitar a predação, por exemplo, suas taxas de crescimento podem sofrer redução. Um crescimento lento das presas retarda seu amadurecimento, estendendo o período durante o qual o indivíduo fica mais vulnerável à predação. Elas também se tornam adultos menores e portanto produzem menos filhotes.

FIG. 14.5 Muitos organismos desenvolveram defesas químicas para defender-se de seus predadores. Um besouro-bombardeiro esguicha um líquido nocivo quente como a água fervente em direção a um predador. Cortesia de Thomas Eisner, Cornell University.

O efeito do risco da predação sobre o crescimento das larvas de sapos foi demonstrado em experimentos de laboratório e de campo com girinos de rã-touro (*Rana catesbiana*) por Rick Relyea e Earl Werner, da Universidade de Michigan. Eles conduziram experimentos nos quais girinos recém-eclodidos foram colocados num aquário com larvas de libélulas ou peixes engaiolados, que predam os pequenos girinos de rã-touro em lagos naturais. Os girinos reduziram sua atividade na presença dos predadores, especialmente da larva de libélula, e também evitaram o lado do aquário onde os predadores engaiolados estavam localizados (Fig. 14.4). Experimentos semelhantes em estruturas fechadas num pequeno lago natural demonstraram ainda mais que a presença de larvas de libélulas reduziram as taxas de crescimento significativamente em algumas espécies de sapos.

Outros estudos (veja a Fig. 7.20, por exemplo) enfatizam que a capacidade de perceber o risco de predação é generalizada no mundo animal e tem um efeito forte sobre o comportamento e a seleção de *habitats*, assim como sobre a demografia dos organismos-presa. Naturalmente, os organismos-presa respondem à presença dos predadores porque tais respostas foram fortemente selecionadas através da história evolutiva da interação consumidor–recurso.

Quando as presas não podem se esconder ou escapar, elas normalmente adotam defesas protetoras. Estas defesas raramente envolvem combate físico, porque poucos tipos de presa podem enfrentar seus predadores, e os predadores cuidadosamente evitam aquelas que podem. Em vez disso, muitos organismos aparentemente indefesos produzem secreções químicas de cheiro forte ou dolorosas para dissuadir os predadores. Por exemplo, os escorpiões-chicote e os besouros-bombardeiros esguicham diretamente líquidos nocivos em animais ameaçadores (Fig. 14.5). Muitas plantas e animais contêm substâncias químicas que os tornam impalatáveis ou venenosos. Os animais de movimento lento, como os porcos-espinhos e os tatus, protegem-se com espinhos ou armaduras corporais. Estas defesas também têm seus custos, porque exigem recursos que poderiam de outra forma ser alocados para o crescimento e a reprodução. Ao mesmo tempo, os predadores estão desenvolvendo adaptações para contornar as defesas das presas, como veremos com mais detalhes no Capítulo 17.

Os parasitas mantêm uma delicada relação consumidor–recurso com seus hospedeiros

Os parasitas normalmente são muito menores do que seus hospedeiros e vivem ou na superfície de seus corpos (por exemplo, carrapatos, piolhos e ácaros) ou dentro de seus corpos (por exemplo, vírus, bactérias, protozoários, vários vermes, fascíolas, tênias e artrópodes). Muitos parasitas estão apenas casualmente associados com seus hospedeiros, como no caso dos mosquitos que buscam refeições de sangue. Outros permanecem dentro de seus hospedeiros por todo o seu ciclo de vida, e podem mesmo ser transmitidos entre hospedeiro mãe e filho através dos óvulos do hospedeiro. Um parasita deste tipo é a bactéria simbiótica *Wolbachia*, que infecta as células de muitos insetos e outros vertebrados (Fig. 14.6). Embora *Wolbachia* infecte muitos tipos de células hospedeiras, é a sua presença nas células dos ovários e testículos que reduz o ajustamento do hospedeiro de forma mais forte, principalmente modificando sua função sexual. Os machos infectados podem ser mortos, desenvolverem-se como fêmeas ou se tornarem capazes de se acasalar com qualquer fêmea não ainda infectada pela mesma linhagem de *Wolbachia*. Em algumas espécies de hospedeiros, as infecções de *Wolbachia* fazem as fêmeas se reproduzirem partenogeneticamente, sem ter que se acasalar com os machos.

Os efeitos dos parasitas no ajustamento dos hospedeiros variam dramaticamente, e nos humanos vão, por exemplo, da passagem inconveniente do vírus do resfriado até os efeitos mortais do HIV e do vírus da influenza aviária H5N1. Embora *Wolbachia* seja uma ameaça séria ao ajustamento, outros simbiontes que podem ter sido parasíticos no passado podem evoluir para se tornarem benéficos aos seus hospedeiros. Um exemplo é *Buchnera*, uma bactéria simbionte benéfica aos insetos, particularmente aos afídeos. A *Buchnera* e seus hospedeiros são mutualistas. Os simbiontes de *Buchnera* são mantidos em células especializadas, chamadas de bacteriócitos, e embora obtenham os carboidratos e outros nutrientes de seus hospedeiros, eles proporcionam aminoácidos essenciais em troca. Os afídeos se alimentam da seiva do floema de plantas, que não contém virtualmente nenhum aminoácido, e assim sem os aminoácidos de *Buchnera* os afídeos não poderiam crescer e se reproduzir. O genoma de *Buchnera*, como os de muitos simbiontes, é grandemente reduzido, e o simbionte depende de seu hospedeiro para muitas de suas funções essenciais. O contraste entre *Wolbachia* e *Buchnera* realça o intervalo de interações que existem entre simbiontes e hospedeiros, desde um parasitismo estrito até o mutualismo. De fato, pensa-se que muitas relações mutualistas evoluíram de interações hospedeiro–parasita, e talvez ao contrário.

FIG. 14.6 *Wolbachia* é um parasita bacteriano comum de insetos. Nesta micrografia eletrônica, *Wolbachia* é visível numa célula de inseto. Cortesia de Scott O'Neill, de *PloS Biology* 2(3):e76 (2004), doi:10.1371/journal.pbio.0020076.

Ciclos de vida do parasita

Os parasitas que vivem dentro ou em associação íntima com o organismo maior desfrutam de um ambiente fisicamente benigno regulado pelo seu hospedeiro. As tênias, por exemplo, são banhadas com um suprimento de alimento pré-digerido e retêm para elas mesmas pouco mais do que uma capacidade altamente desenvolvida de produzir ovos. Contudo, a vida de um parasita não é fácil. Os organismos hospedeiros têm diversos mecanismos para reconhecer os invasores e os destruir. Além disso, os parasitas devem se dispersar através de um ambiente hostil para saltar de um hospedeiro para o outro. Muitos executam isso através de ciclos de vida complicados, normalmente envolvendo dois ou mais hospedeiros e pelo menos um estágio que passa pelo ambiente externo.

O ciclo de vida do parasita protozoário *Plasmodium*, que causa malária nos humanos, é um exemplo comum de livro-texto (Fig. 14.7). Este parasita tem dois hospedeiros, um é um mosquito e o outro um humano ou algum outro mamífero, ave ou réptil. Quando um mosquito infectado pica um humano, as células chamadas *esporozoítos* são injetadas na corrente sanguínea junto com a saliva do mosquito. Os esporozoítos inicialmente proliferam por mitose nas células do fígado, então entram nas células vermelhas do sangue como *merozoítos*, onde se alimentam de hemoglobina e crescem. Quando o merozoíto se torna grande o bastante, ele passa por uma série de divisões (reprodução assexuada) e os merozoítos filhos eclodem das células vermelhas do sangue. Cada merozoíto pode entrar numa nova célula vermelha, crescer e repetir o ciclo, que leva cerca de 48 horas (quando a infecção atinge um determinado nível, a emergência das células filhas corresponde aos períodos de alta febre resultante da reação inflamatória do sistema imunológico do hospedeiro). Após diversos destes ciclos, alguns dos merozoítos que entraram nas células vermelhas mudam para formas sexuadas chamadas de *gametócitos*. Se os gametócitos são engolidos por um mosquito junto com o sangue, eles são transformados em ovos e espermas, e a fertilização (reprodução assexuada) acontece. Os zigotos resultantes penetram na parede do intestino do mosquito e então executam uma série de divisões para produzir esporozoítos. Estes encontram seu caminho para as glândulas salivares do mosquito, das quais eles podem entrar no novo hospedeiro.

A virulência do parasita e a resistência do hospedeiro

As complexas histórias de vida dos parasitas envolvem diversas interações com hospedeiros, e diferentes conjuntos de fatores afetam cada estágio do ciclo de vida do parasita. O equilíbrio entre as populações de parasitas e hospedeiros é influenciado pela virulência do parasita e pela resposta imunológica e outras defesas do hospedeiro. A **virulência** é uma medida da capacidade de um parasita em invadir os tecidos do hospedeiro e proliferar neles. A virulência de um parasita invasor pode ser reduzida por ações do sistema imunológico do hospedeiro, incluindo respostas inflamatórias e a produção de anticorpos. Os anticorpos reconhecem e se anexam às proteínas estranhas, tais como as da superfície externa das bactérias e dos protozoários, transforman-

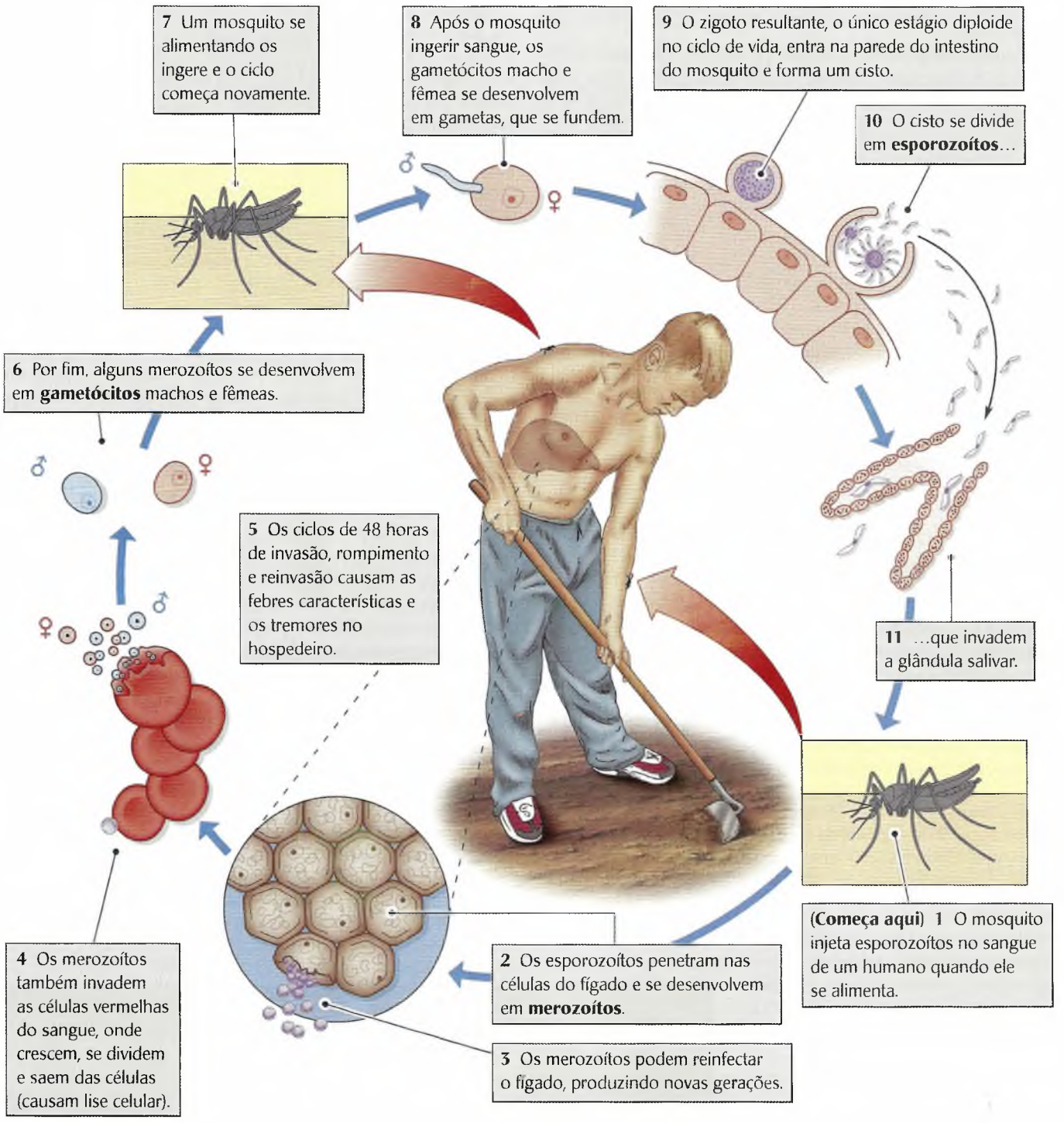


FIG. 14.7 Muitos parasitas têm ciclos de vida complexos. Os diferentes estágios do ciclo de vida do parasita da malária *Plasmodium* estão adaptados à vida em dois diferentes hospedeiros e à dispersão entre eles. Segundo R. Buchsbaum, *Animals without Backbones*, 2nd ed., University of Chicago Press, Chicago (1948); M. Sleigh, *The Biology of Protozoa*, American Elsevier, New York (1973).

do-as em alvos para o ataque das células macrófagas, que se anexam aos parasitas e os engolem. Os parasitas desabilitados são então transportados para o baço e eliminados do corpo.

Uma resposta imunológica leva tempo para se desenvolver, contudo, e essa demora dá ao parasita uma chance de se multiplicar dentro de um hospedeiro. Os parasitas têm também formas de contornar o sistema imunológico do hospedeiro. Alguns parasitas produzem fatores químicos que suprimem o sistema imunológico; esta é a característica mais problemática do HIV. Outros têm superfícies de proteínas que imitam as próprias proteínas do hospedeiro e assim escapam sem serem notadas pelo sistema imunológico do hospedeiro. Os tripanossomos, protistas flagelados que causam a doença do sono nos humanos, escapam do sistema imunológico fazendo continuamente uma cobertura

de suas superfícies com novas proteínas produzidas pelos rearranjos do gene.

Alguns esquistossomos (vermes trematódeos do gênero *Schistosoma*) excitam uma resposta imunológica quando entram no hospedeiro, mas não sucumbem ao ataque dos anticorpos, porque se cobrem com as proteínas do hospedeiro antes que seus anticorpos se tornem numerosos. Em consequência, outros esquistossomos que subsequentemente infectam aquele hospedeiro encontram uma barreira de anticorpos estimulados pela entrada anterior dos indivíduos agora entrincheirados. Quando esta resposta visa às espécies de esquistossomo proximamente aparentadas com o parasita original, isto é conhecido como uma **resistência-cruzada**. Por exemplo, muitas pessoas nas regiões tropicais são infectadas por esquistossomos. Uma espécie extremamente virulenta de esquistossomo, encontrada somente nos humanos, causa uma doença debilitante chamada de esquistossomose ou bilharzíase. Mas quando uma pessoa já foi infectada previamente por outra espécie de esquistossomo de animais de caça ou criação doméstica, alguns dos quais têm pouco efeito sobre os humanos, o efeito da infecção do parasita da bilharzíase é consideravelmente moderado.

A herbivoria varia com a qualidade das plantas como recursos

As plantas não podem se esconder ou fugir, assim elas têm que se basear em outras táticas para escapar de seus consumidores. As defesas das plantas contra os herbívoros incluem o seu inerente valor nutricional baixo na maioria dos tecidos das plantas, assim como compostos tóxicos que as plantas produzem e armazenam para sua defesa. As plantas também empregam estruturas defensivas, tais como espinhos, pelos, coberturas duras de sementes e gomas pegajosas de resinas (Fig. 14.8).

A qualidade nutricional e a digestibilidade das plantas é crítica para os herbívoros. Os herbívoros normalmente selecionam os alimentos vegetais de acordo com seu conteúdo nutricional, preferindo folhas jovens por causa de sua baixa proporção de celulose indigerível. Os frutos e as sementes são particularmente nutritivos comparados com as folhas, caules e brotos por causa de seu conteúdo mais alto de nitrogênio, gordura e açúcar. Muitas plantas usam químicos para reduzir a disponibilidade de suas proteínas para os herbívoros, e dessa forma reduzir sua qualidade nutricional. Os carvalhos e outras plantas sequestram compostos chamados de **taninos** nos vacúolos de suas folhas, que se anexam às proteínas das plantas e inibem sua digestão. Em consequência, os taninos podem retardar o crescimento das lagartas e outros herbívoros que se alimentam deles nas plantas. Contudo, os insetos que se alimentam de plantas ricas em tanino podem por sua vez reduzir os efeitos dos taninos produzindo surfactantes, como os detergentes, em seus fluidos do intestino, que tendem a diluir os complexos tanino–proteína.

Os taninos são um exemplo de um **composto secundário**: o composto usado pelas plantas não para o metabolismo, mas para outros propósitos — principalmente a defesa. Enquanto os taninos reagem com proteínas de todos os tipos, muitos compostos secundários interferem com as vias metabólicas específicas ou com os processos fisiológicos dos herbívoros. Os compostos secundários situam-se em três grandes classes, com base em sua estrutura química: compostos nitrogenados (em última instância, derivados de aminoácidos), terpenoides e fenólicos. Os compostos de nitrogênio incluem compostos estruturais indigeríveis, como a lignina; os alcaloides, incluindo a morfina (derivada das papoulas), a atropina e a nicotina (de vários membros da família dos tomates); aminoácidos não proteicos como a L-canavanina; e glicosídios cianogênicos, que produzem cianeto de hidrogênio (HCN). Os **terpenoides** incluem óleos essenciais, látex e resinas. Entre os **fenólicos**, muitos fenóis simples têm propriedades antimicrobianas.

Alguns tipos de químicos defensivos são mantidos em altos níveis nos tecidos das plantas o tempo todo; estes são chamados de **defesas constitutivas**. Outros, conhecidos como **defesas induzidas**, são ativados pelos danos dos herbívoros de um modo análogo à forma como as proteínas estranhas induzem uma resposta imunológica nos animais vertebrados (Fig. 14.9). Estes químicos aumentam dramaticamente em muitas plantas após a desfolhação pelos herbívoros (ou o corte de folhas por investi-

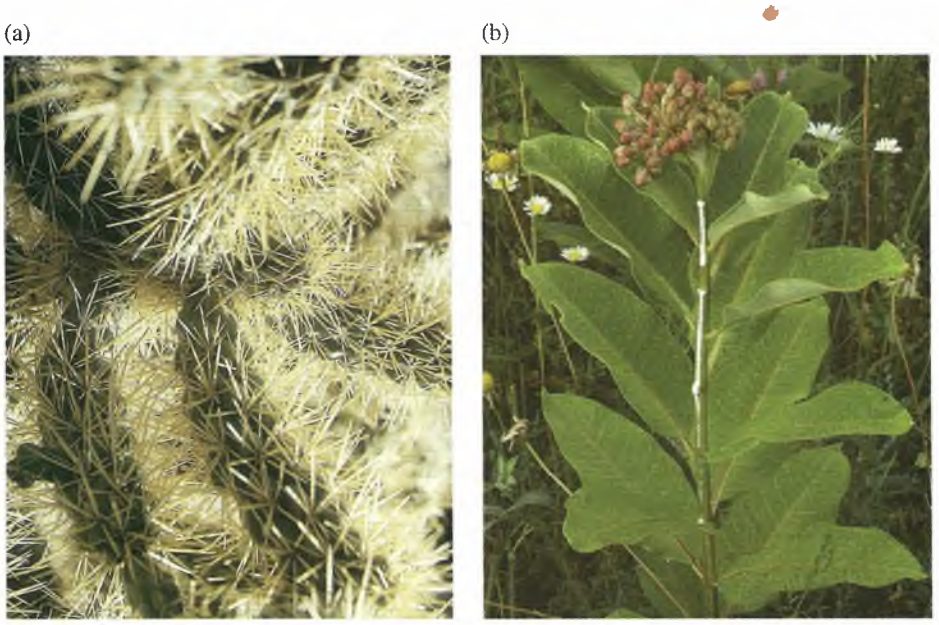


FIG. 14.8 As defesas estruturais e químicas protegem os caules e as folhas de muitas plantas dos herbívoros. (a) Este cacto-cola (*Opuntia*) do Arizona é protegido por espinhos pontudos. (b) O látex branco do estema desta planta leitosa (*Asclepias syriaca*) é tóxico para a maioria dos herbívoros. Fotografias de (a) R. E. Ricklefs e (b) Bill Beatty/Animals Animals, Earth Scenes.

FIG. 14.9 As defesas das plantas podem ser induzidas pela herbivoria. Os números médios do ácaro *Tetranychus urticae* foram reduzidos nas plantas de algodão que foram previamente expostas a espécies aparentadas de ácaros, *T. turkestani*, que em plantas controle não tinham exposição prévia ao ácaro. Esta descoberta sugere que a exposição a *T. turkestani* induziu defesas químicas nas plantas. De R. Karban e J. R. Carey, *Science* 225:53–54 (1984); foto de J. K. Clark.

gadores). Os ferimentos podem causar produção de compostos tóxicos, nocivos ou redutores de nutrientes — localmente na área de um ferimento ou sistematicamente por toda a planta — que reduz a herbivoria subsequente. Em alguns casos, estas respostas levam somente minutos ou horas; em outros, elas exigem uma nova estação de crescimento. Quando os brotos do *aspen*, álamo, faia e amieiro são fortemente pastados por lebres-da-neve, os brotos produzidos durante o ano seguinte têm concentrações excepcionalmente altas de terpenos e resinas fenólicas, que são extremamente impalatáveis para as lebres. Algumas defesas podem ser induzidas mesmo em plantas intocadas por compostos voláteis liberados de plantas vizinhas que foram danificadas — uma comunicação química entre as plantas!

A induzibilidade sugere que algumas defesas químicas têm um preço muito alto para serem mantidas quando a herbivoria é pouca ou está ausente. Diversos estudos mostraram soluções de compromisso entre a produção de químicos defensivos e o crescimento da planta. Além disso, quando os solos são pobres em nutrientes exigidos pela produção dos defensivos químicos, os custos da defesa são relativamente altos. Indubitavelmente, as estratégias que os herbívoros usam para combater as defesas das plantas também têm custo, enfatizando uma vez mais a relação íntima entre as interações consumidor–recurso e a otimização das histórias de vida.

A competição pode ser um resultado indireto de outros tipos de interações

Até este ponto, consideramos as interações diretas nas quais os indivíduos de uma espécie diretamente influenciam o bem-estar dos indivíduos de outra espécie. As interações entre os indivíduos-recurso e os consumidores são o caso primordial neste ponto. Contudo, tais interações têm consequências indiretas para outras espécies no sistema ecológico.

Considere uma simples cadeia alimentar, na qual uma espécie predadora se alimenta de uma espécie herbívora, que por sua vez se alimenta de uma espécie de planta. A interação entre o predador e sua presa é uma interação direta consumidor–recurso, isto é,

$$\text{consumidor } (+) \rightarrow \text{recurso } (-)$$

Contudo, o herbívoro também é um consumidor, e quando sua população é reduzida pelo predador, a espécie de planta goza do benefício da redução da herbivoria. Assim, o predador e a planta estão engajados em uma interação indireta:

$$\text{predador } (+) \rightarrow \text{herbívoro } (-) \rightarrow \text{planta } (+)$$

Como estas interações indiretas são sentidas através de múltiplos níveis tróficos, elas frequentemente são chamadas de *cascatas tróficas*. Consideraremos as interações deste tipo com mais detalhe na Parte 5 deste livro.

Um outro tipo de interação indireta resulta do uso de um único recurso por dois ou mais consumidores. Esta interação pode ser esquematizada simplesmente como:

$$\text{consumidor 1 } (+) \rightarrow \text{recurso } (-) \leftarrow \text{consumidor 2 } (+)$$

Contudo, como cada um dos consumidores reduz a disponibilidade do recurso para o outro, a interação indireta entre as duas populações de consumidores pode ser vista como:

$$\text{consumidor 1 } (-) \leftrightarrow \text{consumidor 2 } (-)$$

Assim, mesmo que os indivíduos do consumidor 1 e do consumidor 2 possam não entrar em contato um com o outro, suas populações estão, contudo, afetadas pelo uso de um recurso comum. Esta interação é denominada de *competição por exploração*, ou *competição indireta*, e a consideraremos em detalhe no Capítulo 16. Contudo, os indivíduos de diferentes espécies que compartilham um recurso comum podem também interagir diretamente através de comportamentos de tipos antagonistas que já discutimos no Capítulo 9, no contexto das interações entre indivíduos da mesma espécie.

Um *continuum* competição–facilitação

As interações entre as espécies não são rígidas; de fato, é comum que estas interações mudem ao longo do ciclo de vida, e até mesmo uma relação direta pode se tornar indireta. Um tema crescentemente importante na ecologia das interações de espécies é a distinção muitas vezes indefinida entre competição e várias formas de facilitação, como o comensalismo e o mutualismo. Um caso proeminente em pauta é o fenômeno das plantas chamadas de enfermeiras, nas quais os indivíduos de uma espécie facilitam a germinação e o crescimento de uma segunda espécie. Dos ambientes desérticos do ocidente da América do Norte, por exemplo, diversas espécies de pequenas árvores, incluindo o paloverde e o pau-ferro, proporcionam locais protegidos

FIG. 14.10 Plantas enfermeiras proporcionam sombra e proteção para outras espécies. Este cacto saguaro se estabeleceu sob uma planta enfermeira, uma árvore de paloverde. Sem a planta enfermeira, ele não teria sobrevivido ao estágio de plântula em seu ambiente desértico duro. Inicialmente um comensal, o cacto pode estar agora competindo com sua planta enfermeira por água e outros recursos. Fotografia de Bill Pogue/bpogue@billpogue.com.

para o assentamento de diversas espécies de cacto-colunar (Fig. 14.10). As árvores e os cactos podem competir por água e nutrientes do solo, mas as pequenas plântulas dos cactos têm pouco efeito sobre os recursos disponíveis para as plantas enfermeiras já estabelecidas, que fortuitamente proporcionam a elas sombra do Sol e proteção dos herbívoros entre seus galhos densos. Assim, no início de seu ciclo de vida, o cacto é um comensal da árvore. À medida que cresce, ele pode ter um efeito crescentemente negativo sobre os recursos usados pela sua planta enfermeira, mas as formas de crescimento das duas espécies normalmente diferem tanto que seu crescimento é limitado por fatores diferentes, e eles podem coexistir.

A facilitação é um tema comum no desenvolvimento das comunidades biológicas, como veremos no Capítulo 19. Os colonizadores iniciais do solo recentemente exposto, por exemplo, são normalmente plantas que podem tolerar o estresse de calor e água de um ambiente completamente aberto. A sombra e os materiais orgânicos do solo proporcionado por estas pioneiras permitem que outras espécies invadam a área, tal como as plantas enfermeiras facilitam o estabelecimento de alguns cactos do deserto. Contudo, à medida que novos colonizadores crescem, elas capturam progressivamente mais luz do Sol e nutrientes do solo, e deixam de ser comensais dos colonizadores iniciais para se tornarem competidores.

Os indivíduos de diferentes espécies podem colaborar em interações mutualistas

Muitas interações entre as espécies beneficiam ambos os participantes. Por exemplo, as flores proporcionam às abelhas o néctar, e as abelhas carregam o pólen entre as plantas. Estes tipos de interações são conhecidas como mutualismo. Na maioria dos casos, cada parte de um mutualismo é especializada comportamental ou fisiologicamente para executar uma função que falta no outro. Muitos mutualismos são simbioses, tais como a relação entre as algas e os fungos que constituem os liquens (ver Fig. 1.8). Em outros casos, como as dispersões mutualistas de sementes, os parceiros estão associados apenas de forma frágil e podem interagir mutualistamente com diversas espécies.

Os mutualismos ocorrem em toda parte do mundo vivo, e os humanos não são exceção. Os humanos têm bactérias benéficas nos intestinos que nos ajudam a digerir e a assimilar nutrientes. Um mutualismo incomum envolve os guias-de-mel (uma ave) do sul da África, que levam vários mamíferos, incluindo os humanos, até as colmeias. As aves comem a cera deixada para trás após os humanos terem extraído as colmeias. Os guias-de-mel dependem de um mutualismo adicional com as bactérias em seus intestinos que secretam enzimas necessárias para digerir a cera. Nós humanos também criamos nossas próprias associações mutualistas através da domesticação de vários animais, criações e culturas e espécies cultivadas.

De fato, é justo dizer que todos os organismos estão engajados em interações mutualistas. As células de todos os organismos eucarióticos são o produto de mutualismos ancestrais entre bactérias simbióticas. Um parceiro nestas relações se torna uma organela celular: a mitocôndria e, nas plantas, o cloroplasto. Estas organelas até mesmo retêm algum de seu material genético original de seus ancestrais de vida livre.

Os mutualismos ocorrem em todo tipo de ambiente, mas podem ser particularmente importantes sob condições de estresse. Por exemplo, os gigantescos vermes tubulares que vivem próximo das chaminés hidrotérmicas, a milhares de metros abaixo da superfície do oceano, dependem completamente das bactérias simbióticas que podem usar a energia do sulfeto de hidrogênio da chaminé quente para sintetizar as moléculas orgânicas. De fato, os vermes não têm bocas e tratos digestivos como adultos. Em vez disso, formam estruturas especiais chamadas de trofossomos, as quais as bactérias da água circundante invadem através da pele. Nem as bactérias nem os vermes podem viver e se reproduzir sem a outra espécie.

Em termos muito gerais, os mutualismos caem em três categorias: trófico, defensivo e dispersivo. Os parceiros num **mutualismo trófico** são normalmente especializados de formas complementares para obter energia e nutrientes; daí o termo *trófico*, que pertence às relações de alimentação. Acabamos de ver um mutualismo desse tipo entre as bactérias e os vermes tubulares gigantes. Similarmente, as bactérias no rúmen das vacas e outros ungulados podem digerir a celulose das fibras das plantas, as quais as enzimas digestivas da própria vaca não podem decompor. As vacas se beneficiam porque assimilam alguns dos subprodutos da digestão bacteriana e do metabolismo bacteriano para seu próprio uso (elas também digerem algumas das bactérias). As bactérias se beneficiam por ter um suprimento estável

FIG. 14.11 Mutualismos de limpeza beneficiam ambos os participantes. O camarão *Lysmata amboinensis* está removendo parasitas de uma moreia. Nesta interação, o camarão obtém alimento e a moreia se livra de alguns de seus parasitas externos. Fotografia de Doug Perrine/DRK Photo.

de alimento num ambiente quente, quimicamente regulado, que é ótimo para seu próprio crescimento. Nestes casos, cada um dos parceiros supre um nutriente limitante ou uma fonte de energia que o outro não pode obter por si próprio.

As espécies em **mutualismos defensivos** recebem alimento ou proteção de seus parceiros em troca de defendê-los contra seus consumidores. Por exemplo, em alguns ecossistemas marinhos, peixes e camarões especializados removem os parasitas da pele das guelras de outras espécies de peixes (Fig. 14.11). Estes faxineiros se beneficiam do valor alimentar dos parasitas que removem, e o peixe é liberado de alguns de seus parasitas. O mutualismo de limpeza é mais desenvolvido nas águas quentes e claras dos trópicos. Muitos faxineiros apresentam suas cores fortes nos locais, chamados de estações de limpeza, para os quais outros peixes vêm para serem faxinados. Como seria de esperar, uns poucos peixes predatórios imitam os faxineiros: quando outros peixes vêm a eles e expõem suas guelras para serem limpas, ganham uma mordida em vez da limpeza.

ECÓLOGOS EM CAMPO

As acácias hospedam e alimentam as formigas que as protegem dos herbívoros. Cada população constantemente se adapta às mudanças evolutivas das outras populações com as quais interage. Estas interações moldam as adaptações de todas as espécies, ocasionalmente produzindo arranjos de vida excessivamente intricados e complexos. Um exemplo, uma relação mutualista entre as formigas e as acácias na América Central, demonstra esta complexidade.

As acácias e as formigas se engajam em relações mutuamente benéficas, nas quais as plantas proporcionam alimento e locais de ninho para as formigas, enquanto as formigas proporcionam às plantas proteção contra herbívoros e plantas competidoras. A acácia-de-chifre-de-touro (*Acacia cornigera*) tem espinhos grandes e carnudos, com uma cobertura lenhosa dura e um interior macio. Para começar uma colônia numa acácia, uma formiga rainha da espécie *Pseudomyrmex ferruginea* cava um buraco na base de um destes espinhos e limpa parte do interior macio para abrir espaço para a sua ninhada. Além de abrigar as formigas, a acácia proporciona a elas alimento rico em carboidrato contido em néctares na base das folhas, assim como gorduras e proteínas na forma de nódulos, chamados de corpos de Belt, na extremidade de algumas folhas. As formigas, em troca, protegem sua planta hospedeira de outros insetos. À medida que a colônia cresce, as formigas ocupam mais e mais dos espinhos da acácia. Uma colônia pode chegar a mais de mil operárias em um ano, e pode por fim incluir dezenas de milhares de operárias. Em qualquer tempo, cerca de um quarto das formigas estão do lado de fora de seus ninhos, ativamente coletando alimento e defendendo a acácia.

A relação entre *Pseudomyrmex* e *Acacia* é tão estreita que nem a formiga nem a acácia podem sobreviver uma sem a outra. As formigas precisam dos nutrientes proporcionados pelos corpos de Belt da acácia e não podem se desenvolver com outro tipo de alimento. As acácias sem as formigas são rapidamente devoradas por insetos herbívoros. Este último ponto foi demonstrado dramaticamente pelo ecólogo Daniel Janzen, num conjunto de experimentos conduzidos em Oaxaca, no sul do México. Janzen cortou acácias para estimular o crescimento de novos brotos e então impediu que as formigas colonizassem um conjunto de plantas. Após 10 meses de experimento, os brotos sem formigas pesavam menos de um décimo do peso daqueles com colônias de formigas intactas, e produziram menos de metade das folhas e um terço do número de espinhos inchados (Fig. 14.12).

O mutualismo entre as formigas e as acácias tem sido acompanhado por adaptações em ambas as espécies para aumentar a eficiência de sua associação. Por exemplo, *Pseudomyrmex* é ativa tanto à noite quanto de dia — um atributo incomum para formigas — e portanto pode prover proteção para a acácia o tempo todo. Além disso, estas formigas têm um ferrão verdadeiro, como o de suas parentes vespas, e atacarão em enxame os herbívoros vertebrados que tentarem se alimentar de sua planta hospedeira. As formigas também eliminam potenciais plantas com-

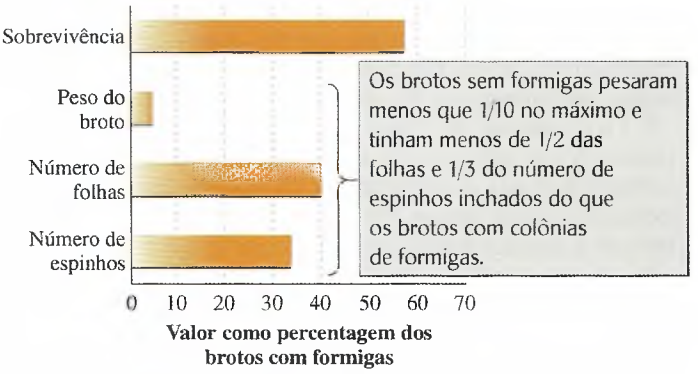


FIG. 14.12 Alguns mutualistas precisam de seus parceiros para sobreviver e crescer. A remoção de colônias de formiga (*Pseudomyrmex*) de brotos da acácia-chifre-de-touro (*Acacia cornigera*) em Oaxaca, México, diminui seu crescimento e taxa de sobrevivência. Dados de D. H. Janzen, *Evolution* 20:249–275 (1966).

petidoras, atacando as plântulas próximas de sua hospedeira, assim como qualquer vinha ou galho pendente de outras plantas. Num gesto adaptativo semelhante, a acácia retém suas folhas por todo o ano, embora a chuva no seu ambiente seja extremamente sazonal. Fazendo isso, a acácia-de-chifre-de-touro proporciona uma fonte de alimento para as formigas durante o ano todo. A maioria das espécies de plantas aparentadas perdem suas folhas durante a estação seca.

Relegar a defesa contra os herbívoros para um mercenário aparentemente faz um bom sentido evolutivo sob certas circunstâncias. A fidelidade do defensor é garantida por sua absoluta dependência do hospedeiro para alimento. Pode-se imaginar, contudo, que tal relação íntima deve ser o resultado de uma longa história de uma associação próxima progressiva. As espécies de acácia que não contêm formigas constituem suas defesas contra os herbívoros sequestrando químicos tóxicos em suas folhas. Esta estratégia pode ser custosa comparada com o provimento de alimento e local de ninho para as formigas, mas ela também permite à planta descartar suas folhas durante a estação seca e portanto viver em ambientes mais áridos do que as acácias dependentes das formigas podem tolerar.

Os animais que participam em **mutualismos dispersivos** incluem aqueles que transportam pólen entre as flores em troca de recompensas como o néctar, ou que comem frutos nutritivos e dispersam as sementes que eles contêm em *habitats* adequados. Os mutualismos dispersivos raramente envolvem arranjos de vida íntimos. Os mutualismos de dispersão de sementes não são em geral altamente especializados; por exemplo, uma única espécie de ave pode comer muitos tipos de frutos, e cada tipo de fruto pode ser comido por muitos tipos de aves. As relações planta–polinizador tendem a ser mais restritivas, porque é interesse de uma planta que um visitante da flor carregue seu pólen para outra planta da mesma espécie.

MAIS NA REDE *Dispersão de Sementes.* As sementes de muitas espécies de plantas são amplamente distribuídas por animais, normalmente para *habitats* favoráveis à sua germinação e crescimento.

MAIS NA REDE *Polinização.* As plantas têm muitas formas de manipular seus polinizadores de modo a aumentar a eficiência da transferência do pólen entre os indivíduos.

No próximo capítulo, consideramos a dinâmica das interações entre consumidores e seus recursos, partindo do desenvolvimento de modelos para populações individuais. Um *insight* chave é que um recurso e seu consumidor têm uma interação única que pode resultar em mudanças cíclicas nas populações de ambas as espécies. Tais *insights* reforçam a ideia de que os sistemas ecológicos criam suas próprias propriedades dinâmicas, que não podem ser inseridas a partir dos componentes individuais do sistema mas, em vez disso, dependem das formas pelas quais as espécies interagem.

RESUMO

1. As interações de espécies influenciam a dinâmica populacional, definem a estrutura dos sistemas ecológicos e proporcionam um rico contexto para evolução.

2. Os tipos principais de interações de espécies são as interações consumidor–recurso, a competição e o mutualismo, embora muitas variações sobre estes temas tornem as fronteiras entre eles um tanto quanto indefinidas.

3. As espécies podem se beneficiar de (+) ou sofrer (−) uma interação, ou não ser afetadas por ela (0). Podemos representar as interações consumidor–recurso como +/−, a competição como −/− e o mutualismo como +/+.

4. Os indivíduos de diferentes espécies que vivem em associações íntimas formam uma simbiose. As simbioses podem ser relações mutualistas, como no caso das algas e fungos que formam liquens, ou relações consumidor–recurso, como no caso de muitos parasitas e seus hospedeiros.

5. Os predadores são consumidores que removem tecidos das populações de presa à medida que os consomem. Os parasitas consomem partes dos organismos vivos hospedeiros, mas normalmente não os matam. Os parasitoides (a maioria pequenas moscas e vespas) matam os hospedeiros que consomem, mas não imediatamente.

6. Os herbívoros podem funcionar tanto como predadores, no papel de consumidores que removem plantas inteiras, ou parasitas, no caso de pastadores que removem somente uma parte dos tecidos da planta.

7. As interações consumidor–recurso podem também ser classificadas pela duração e intimidade da associação entre os indivíduos, assim como pela probabilidade de que os indivíduos-recurso sejam mortos.

8. Os organismos evitam ser consumidos através de táticas como evitar a detecção, permanecer em refúgios seguros ou fugir de predadores, assim como por meio de defesas químicas e estruturais. Todas estas táticas impõem custos a seus usuários.

9. Muitos parasitas são caracterizados por ciclos de vida complexos, que podem incluir múltiplos hospedeiros e estágios especializados para fazer a difícil jornada de um hospedeiro para outro.

10. As interações parasita–hospedeiro frequentemente desenvolvem um equilíbrio delicado entre a resposta imunológica e outras defesas do hospedeiro e da virulência do parasita.

11. As plantas têm numerosas defesas estruturais e químicas para deter os herbívoros. Estas defesas incluem fatores que influenciam a qualidade nutricional e a digestibilidade de partes da planta, assim como químicos especializados — compostos secundários — que têm efeitos negativos sobre os herbívoros.

12. As defesas da planta podem ser constitutivas, significando que estão sempre presentes, ou induzidas pela herbivoria. A existência de defesas induzidas sugere que as defesas têm um custo e impõem compromissos.

13. Quando dois ou mais consumidores utilizam a mesma fonte, cada um deles reduz a disponibilidade de recurso para o outro. Este tipo de interação indireta é chamado de competição de exploração.

14. Os mutualismos entre as espécies podem envolver interações tróficas defensivas e dispersivas. Cada parceiro no mutualismo normalmente proporciona algum produto (como nutrientes) ou serviço (como defesa contra consumidores) que o outro não pode prover por si próprio.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e confronte os hábitos de alimentação dos predadores, parasitas e parasitoides.
2. Se a presa dos animais pode reduzir seu risco de predação escondendo-se, por que elas não se escondem o tempo todo?
3. Nas relações parasita–hospedeiro, que habilidade poderia a seleção natural favorecer no parasita e no hospedeiro?
4. Alguns animais adiam a reprodução de forma que possam colocar mais de sua energia num crescimento rápido para se tornarem tão grandes que os predadores não os possam comer. Que tipo de compromisso estão esses animais assumindo?
5. Dada a ubiquidade das defesas que foram desenvolvidas nas plantas, o que você preveria acerca das respostas desenvolvidas pelos seus herbívoros?
6. Quando a população de uma planta possui defesas induzidas, o que poderia isto sugerir sobre a frequência da herbivoria nesta população?
7. Por que é a competição entre duas espécies por um recurso compartilhado considerada uma interação indireta em vez de uma interação direta?
8. Que benefícios os mutualismos próximos, os defensivos e os dispersivos têm em comum?

LEITURAS SUGERIDAS

Abrahamson, W. G. 1989. *Plant–Animal Interactions.* McGraw-Hill, New York.

Armbruster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant–animal interactions. *BioScience* 42:12–20.

Barbosa, P., P. Gross, and J. Kemper. 1991. Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata. Ecology* 72:1567–1575.

Bryant, J. P. 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees. *Science* 213:889–890.

Douglas, A. E. 1998. Nutritional interactions in insect–microbial symbioses: Aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera. Annual Review of Entomology* 43:17–38.

Fritz, R. S., and E. L. Simms (eds.). 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics.* University of Chicago Press, Chicago.

Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Hay, M. E. 1991. Marine–terrestrial contrasts in the ecology of plant chemical defenses against herbivores. *Trends in Ecology and Evolution* 6:362–365.

Horton T. R., T. D. Bruns, and T. Parker. 1999. Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Canadian Journal of Botany* 77:93–102.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249–275.

Johnson N. C., J. H. Graham, and F. A. Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytologist* 135:575–585.

Karban, R., et al. 2000. Communication between plants: Induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia* 125:66–71.

Karban, R., et al. 2006. Damage-induced resistance in sagebrush: Volatiles are key to intra- and interplant communication. *Ecology* 87:922–930.

Martinsen, G. D., E. M. Driebe, and T. G. Whitham. 1998. Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: Beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79:192–200.

Pérez-Brocal, V. et al. 2006. A small microbial genome: The end of a long symbiotic relationship? *Science* 314(5797):312–313.

Raghu, S., and C. Walton. 2007. Understanding the ghost of *Cactoblastis* past: Historical clarifications on a poster child of classical biological control. *BioScience* 57(8):699–705.

Relyea, R. A., and E. E. Werner. 1999. Quantifying the relation between predator-induced behavior and growth performance in larval anurans. *Ecology* 80:2117–2124.

Riegler, M., and S. L. O'Neill. 2007. Evolutionary dynamics of insect symbiont associations. *Trends in Ecology and Evolution* 22(12):625–627.

Sagers, C. L., and P. D. Coley. 1995. Benefits and costs of defense in a Neotropical shrub. *Ecology* 76:1835–1843.

Stein, B. A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. *BioScience* 42:27–33.

van Dam, N. M., K. Hadwich, and I. T. Baldwin. 2000. Induced responses in *Nicotiana attenuata* affect behavior and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta. Oecologia* 122:371–379.

Werner, E. E., and M. A. McPeek. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75:1368–1382.

Werner, E. E., et al. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64:1540–1548.

Werren, J. H. 1997. Biology of *Wolbachia. Annual Review of Entomology* 42:587–609.

CAPÍTULO 15

A Dinâmica das Interações Consumidor–Recurso

Os ciclos populacionais fazem parte do conhecimento da ecologia de população mesmo antes de 1924, quando o artigo de Charles Elton "Periodic Fluctuations in the Numbers of Animals: Their Causes and Effects" ("As Flutuações Periódicas nos Números dos Animais: Suas Causas e Efeitos") foi publicado no *British Journal of Experimental Biology*. A maior parte dos dados de Elton se referiam aos mamíferos de pelo[1] na floresta boreal e tundra canadense, onde a Companhia da Baía de Hudson mantinha registros detalhados do número de peles que adquiria dos caçadores todo ano (Fig. 15.1). Os dados para o lince e sua principal presa, a lebre-da-neve, revelaram flutuações populacionais dramáticas e regulares (Fig. 15.2). Cada ciclo durava aproximadamente 10 anos, e os ciclos das duas espécies eram altamente sincronizados, com picos na abundância dos linces tendendo a ficar atrás daqueles na abundância das lebres por um ano ou dois. Os ciclos eram tão previsíveis que Elton uma vez observou que um caçador esquimó "deve ter refletido que a sua boa e má sorte perseguiam uma à outra com tanta regularidade que deveriam constituir alguma lei natural". Além do mais, os ciclos populacionais lince–lebre estavam fortemente correlacionados em grandes áreas por todo o Canadá, com uma sincronia reconhecível em distâncias de mais de 1.000 km.

O que causa estes ciclos? No início do século 20, muitas hipóteses eram propostas para explicar os ciclos populacionais, incluindo as regulares idas e vindas das manchas solares — grandes tempestades magnéticas no Sol que influenciam a atmosfera superior da Terra. À medida que a ecologia de população cresceu como disciplina, contudo, tornou-se evidente que o comportamento cíclico de muitas populações poderia ser explicado pelas interações dinâmicas entre os predadores e suas presas.

[1]N.R.T.: Mamíferos de pelo, tradução do termo em inglês *fur-bearing mammals*, se refere aos mamíferos que apresentam pelagens cobiçadas pelos humanos e, portanto, perseguidos por caçadores (p. ex., marta, chinchilas e felinos em geral).

FIG. 15.1 Os registros de peles coletadas revelaram ciclos populacionais. Os caçadores de pele canadenses vendiam peles para a Companhia da Baía de Hudson, em Manitoba, cujos registros de compra proporcionaram os dados que tornaram possível a Charles Elton documentar os fortes ciclos populacionais de mamíferos de pelo. Cortesia dos Arquivos da Companhia da Baía de Hudson, Provincial Archives of Manitoba.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os consumidores podem limitar as populações-recurso
- Muitas populações de predadores e presas aumentam e diminuem em ciclos regulares
- Modelos matemáticos simples podem reproduzir as interações cíclicas predador–presa
- A dinâmica patógeno–hospedeiro pode ser descrita pelo modelo S-I-R
- O modelo de Lotka–Volterra pode ser estabilizado pela saciedade do predador
- Diversos fatores podem reduzir as oscilações dos modelos predador–presa
- Os sistemas consumidor–recurso podem ter mais do que um estado estável

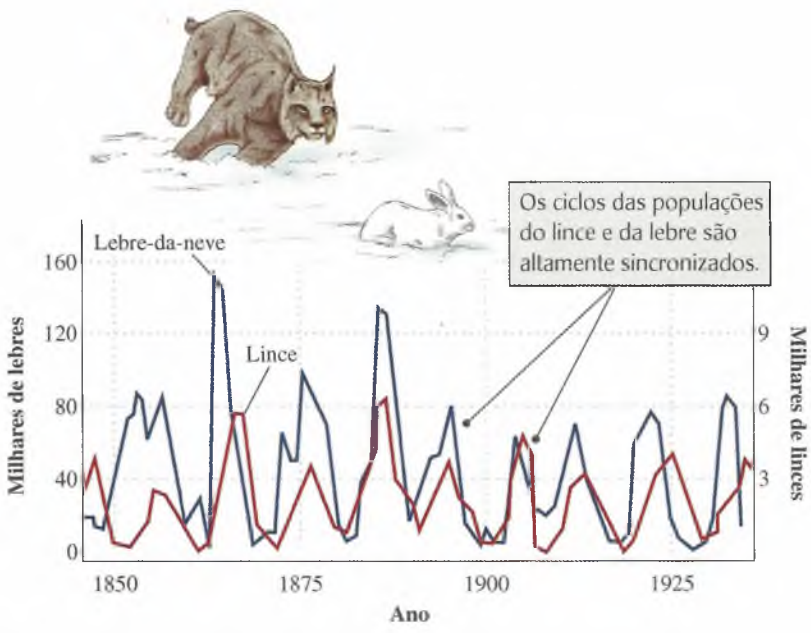


FIG. 15.2 Os ciclos populacionais dos predadores e suas presas podem estar altamente sincronizados. De acordo com os registros da Companhia da Baía de Hudson, os ciclos populacionais do lince e da lebre-da-neve seguem um ao outro de perto. Segundo D. A. MacLulich, *University of Toronto Studies*, Biol. Ser. No. 43 (1937).

A questão básica da biologia de população é esta: Que fatores influenciam o tamanho e a estabilidade das populações? No Capítulo 12, vimos como os fatores dependentes da densidade modificam as respostas das taxas de natalidade e mortalidade para a densidade populacional, e como os retardos naquelas respostas podem desestabilizar as populações e causar flutuações em seus números. Veremos no próximo capítulo que a competição por recursos com outras espécies pode deplecionar a taxa de crescimento de uma população, levando-a à extinção em casos extremos. Contudo, a maioria das espécies são tanto consumidores quanto recursos para outros consumidores, assim também é importante questionar se as populações estão limitadas primordialmente pelo que comem ou pelo que as come. A esse respeito, os estudos de interações predador–presa tentam responder pelo menos duas questões fundamentais: Primeiro, reduzem os predadores o tamanho das populações de presa significativamente abaixo da capacidade de suporte estabelecidas pelos recursos da presa? Segundo, causam as interações consumidor–recurso a flutuação nas populações independentemente de variações no ambiente? A primeira questão é de grande preocupação prática para os interessados no manejo de pragas de plantações, das populações de caça e das espécies ameaçadas. Ela também tem implicações extensas para a compreensão das interações entre as espécies que compartilham recursos e, portanto, para a compreensão da estrutura das comunidades biológicas. A segunda questão é motivada pelas observações dos ciclos predador–presa na natureza e diretamente responde à questão da estabilidade dos sistemas naturais. Os ecólogos têm tentado responder estas questões com uma combinação de observação, teoria e experimentação.

Os consumidores podem limitar as populações-recurso

De acordo com a teoria da dependência da densidade desenvolvida no Capítulo 11, as populações são autolimitantes porque os recursos se tornam mais escassos à medida que as populações crescem. Quando os recursos são limitados, a mortalidade aumenta, porque os indivíduos têm mais probabilidade de morrer de fome, de predação e de doença, e uma população pode não ser capaz de produzir suficientes filhotes para compensar as mortes. Assim, as populações de consumidores são autorreguladas por causa de seu efeito sobre seus próprios recursos. Contudo, como os consumidores reduzem seus recursos, é provável que contribuam para a regulação das populações-recurso também. Assim, as populações são reguladas de cima e de baixo. Uma questão importante para os ecólogos é o grau no qual os consumidores influenciam o tamanho das populações que são seus recursos. Como veremos através de uma série de exemplos, a influência dos consumidores pode ser significativa.

A predação sobre os ácaros-do-ciclame

O ácaro-do-ciclame é uma praga das plantações de morango na Califórnia. As populações destes ácaros são normalmente mantidas sob controle por uma outra espécie de ácaro predador do gênero *Typhlodromus*. Os ácaros-do-ciclame tipicamente invadem uma plantação de morangos logo após ela ter sido plantada, mas suas populações normalmente não atingem níveis danosos até o segundo ano. Os ácaros *Typhlodromus* normalmente invadem os campos durante o segundo ano. Por serem predadores tão eficientes, eles rapidamente reduzem as populações do ácaro-do-ciclame e impedem os surtos posteriores da praga.

Os experimentos de estufa conduzidos durante os anos iniciais da pesquisa sobre controle biológico de pragas demonstraram o papel da predação e da manutenção dos ácaros-do-ciclame sob controle. Um grupo de culturas de morango foi armazenado com predador e presa; o segundo grupo foi mantido livre do predador por aplicações regulares de Paration, um inseticida que mata o predador mas não afeta o ácaro-do-ciclame. Durante todo o estudo, as populações do ácaro-do-ciclame permaneceram baixas nas áreas que eles compartilhavam com o *Typhlodromus*, mas cresceram a níveis danosos nas áreas livres do predador (Fig. 15.3). Em plantações de campos de morangos, os ácaros-do-ciclame também atingiram níveis danosos onde os predadores foram eliminados pelo Paration (um bom exemplo de inseticida com efeito indesejável), mas foram efetivamente controlados em áreas não tratadas. Quando a população do ácaro-do-ciclame começa a aumentar numa plantação não tratada, a população do predador rapidamente se expande e reduz o surto. Em média, os ácaros-do-ciclame eram cerca de 25 vezes mais abundantes na ausência dos predadores do que na sua presença.

O *Typhlodromus* deve a sua eficiência como predador a diversos fatores além de seu apetite voraz. Mais importante, suas populações podem aumentar tão rapidamente quanto as de sua presa. Os ácaros-do-ciclame depositam três ovos por dia durante 4 ou 5 dias de sua duração de vida reprodutiva; o *Typhlodromus* deposita dois ou três ovos por dia durante 8–10 dias. Um outro atributo crítico de *Typhlodromus* é sua habilidade para sobreviver na ausência de presas acessíveis. Durante o inverno, quando as populações do ácaro-do-ciclame mínguam até uns poucos indivíduos escondidos em fendas e dobras de folhas nas coroas das plantas do morango, os ácaros predadores subsistem em gotas de mel produzidas por afídeos e moscas-brancas. Quando os predadores aparecem para controlar as populações-presa — e *Typhlodromus* não é exceção — normalmente apresentam uma capacidade reprodutiva comparável à de sua presa, combinada com um forte poder de dispersão e uma capacidade de trocar para recursos alimentares alternativos quando sua presa principal não está disponível.

Os efeitos fortes de um consumidor — mesmo tão fortes quanto o nível de controle exercido por *Typhlodromus* sobre o ácaro-do-ciclame — são gerais, e não são únicos do ambiente dos ecossistemas terrestres — muito pelo contrário. Os experimentos têm demonstrado que os ouriços-do-mar em comunidades de costão rochoso controlam as populações das algas das quais se alimentam. Os experimentos mais simples consistiram em remover ouriços-do-mar e acompanhar o subsequente crescimento de suas presas algas. Quando os ouriços foram mantidos fora das poças de maré e das superfícies rochosas infralitoral, a biomassa de algas rapidamente aumentou, indicando que a herbivoria pelos ouriços reduz as populações de alga abaixo do nível que o ambiente poderia suportar na ausência dos consumidores.

Diferentes tipos de algas também apareceram após a remoção do herbívoro. Grandes algas marrons floresceram e começaram a sobrepujar e substituir outras espécies de algas mais capazes de resistir à intensa pastagem pelos ouriços-do-mar. Entre estas que desapareceram estavam as algas coralinas, cujas estruturas tipo concha e duras detêm os pastadores (ver Fig. 23.8), e pequenas algas verdes, cujos ciclos de vida curtos e altas taxas reprodutivas as capacitam a manter-se à frente dos consumidores no crescimento populacional. A maioria das pequenas espécies de algas não puderam crescer sob a sombra profunda dos grossos caules das grandes algas marrons. Assim os consumidores influenciam não apenas o tamanho das populações de recurso, mas também a composição das espécies na comunidade biológica.

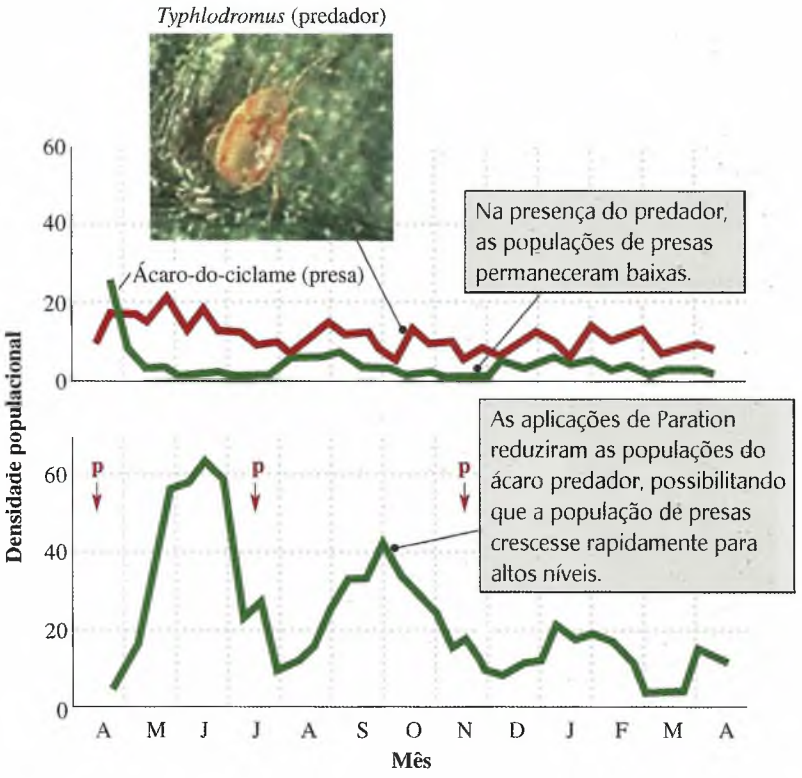


FIG. 15.3 Os predadores podem controlar as populações de presas. As infestações de plantações de morango pelos ácaros-do-ciclame (*Tarsonemus pallidus*) foram rastreadas na presença (*acima*) e na ausência (*abaixo*) do ácaro predador *Typhlodromus*. As populações de presa são expressadas como números de ácaros por folha; os níveis do predador são os números de folículos (dos 36) sobre os quais um ou mais *Typhlodromus* foram encontrados. Os tratamentos de Parathion são indicados por "p". Segundo C. B. Huffacker e C. E. Kennett, *Hilgardia* 26:191–222 (1956). Fotografia cortesia de IPM Program, Cornell University.

Os herbívoros e as populações de plantas

Vimos no Capítulo 14 que a mariposa-do-cacto controla eficientemente as populações do cacto-pera-espinhosa na Austrália. Os insetos herbívoros têm sido usados em outras situações para controlar ervas introduzidas. Considere o exemplo da erva-de-são-joão, uma espécie europeia que é tóxica para as criações e que acidentalmente se estabeleceu no norte da Califórnia no início dos anos 1900 (Fig. 15.4). Em 1944, a erva tinha se espalhado sobre quase um milhão de hectares de fazendas em 30 países.

FIG. 15.4 Os herbívoros podem controlar a população das plantas. (a) A erva-de-são-joão (*Hypericum perforatum*) tornou-se uma praga disseminada após a sua introdução no oeste dos Estados Unidos. (b) A infestação da erva-de-são-joão foi finalmente controlada pela introdução de besouros do gênero *Chrysolina*. A erva-de-são-joão contém altas concentrações do alcaloide hipericina, que tem efeitos terapêuticos em pequenas quantidades, mas é perigoso para o gado e para os carneiros. Fotografia (a) por David Sieren/Visuals Unlimited; fotografia (b) cortesia de Verein für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg.

FIG. 15.5 A herbivoria tem efeitos dramáticos sobre a produção das plantas. A área na esquerda, na encosta do Mauna Loa, no Havaí, está protegida da pastagem do gado por uma cerca de arame farpado. Fotografia de R. E. Ricklefs.

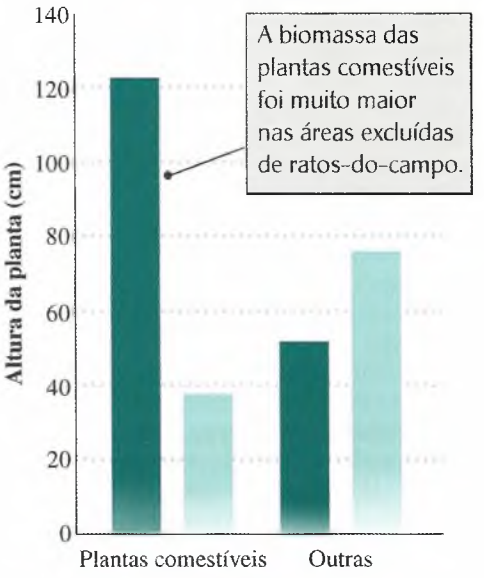


FIG. 15.6 Os efeitos dos herbívoros na produção das plantas pode ser medido por experimentos fechados. Os pesquisadores circundaram algumas áreas de campo com cercas que excluíam os ratos-do-campo. A biomassa (peso de planta somado por 100 cm^2) de plantas alimentos usados pelos ratos-do-campo e de outras plantas foi medida nas áreas cercadas e nas áreas controle não cercadas após 2 anos. Segundo G. O. Batzli e F. A. Pitelka, *Ecology* 51:1027–1039 (1970).

Os especialistas em controle biológico pegaram emprestado um besouro herbívoro do gênero *Chrysolina* de um programa de controle australiano. Em 10 anos após os primeiros besouros terem sido liberados, a erva-de-são-joão tinha sido praticamente eliminada como uma praga das fazendas. Os biólogos de fazenda estimaram que sua abundância foi reduzida em mais de 99%.

Nos campos, os herbívoros nativos (a maioria insetos e mamíferos pastadores) tipicamente consomem 30%–60% da vegetação acima do solo (Fig. 15.5). Sua influência sobre a produção das plantas é revelada em experimentos fechados. Em um estudo na Califórnia, cercas de arame foram construídas para manter os ratos-do-campo fora de pequenas áreas de campo. No fim do estudo de 2 anos, as plantas alimento dos ratos-do-campo (a maioria gramíneas anuais) tinham crescido mais e produzido mais sementes dentro das áreas cercadas do que fora delas, onde os ratos-do-campo continuavam a pastar. As gramíneas perenes e as ervas não incluídas na dieta dos ratos-do-campo não foram diretamente afetadas pelas cercas (Fig. 15.6).

Muitas populações de predadores e presas aumentam e diminuem em ciclos regulares

Os ciclos populacionais das lebres e seus consumidores, os linces, descritos na abertura deste capítulo, têm períodos de 9 a 10 anos, em média. Os períodos dos ciclos populacionais (normalmente medidos de pico a pico) variam de espécie para espécie e podem mesmo variar dentro de uma espécie. Na floresta boreal e tundra canadenses, os ciclos nas populações-recurso de grandes herbívoros, tais como o da lebre-da-neve, do rato-almiscarado, do tetraz-de-rufo e do lagópode, têm tipicamente 9–10 anos de duração. Os ciclos de quatro anos são típicos de populações-recurso de pequenos herbívoros, como os ratos-do-campo, os ratos-comuns e os lemingues. Os predadores que se alimentam de herbívoros de ciclo curto (raposas-do-ártico, gavião-patudo, corujas-da-neve) eles próprios têm ciclos populacionais curtos; os predadores dos grandes herbívoros (raposas-vermelhas, linces, martas, visons, açores, corujas-de-chifre) têm ciclos mais longos.

Os ciclos populacionais intimamente sincronizados de alguns predadores e presas sugerem que estas oscilações poderiam resultar da forma pela qual as populações de predadores e as de presas interagem uma com a outra. Em termos simples, os predadores comem as presas e reduzem seus números. Consequentemente, os predadores passam fome, e seus números caem também. Com menos predadores nas vizinhanças, as presas remanescentes sobrevivem melhor, e suas populações começam a aumentar. Com números crescentes de presas, os predadores também começam a aumentar, dessa forma completando o ciclo.

Os retardos de tempo e os ciclos populacionais

Vimos no Capítulo 12 que os ciclos populacionais podem resultar de retardos de tempo nas respostas das taxas de mortalidade e natalidade às mudanças no ambiente. A maioria das interações predador–presa também têm retardos de tempo internos, por causa do tempo exigido para ambas as populações produzirem filhotes. Os modelos populacionais predizem que o período de um ciclo populacional deveria ser cerca de quatro a cinco vezes o retardo de tempo. Assim, os ciclos populacionais de 4 e de 9–10 anos dos mamíferos habitando a floresta boreal e a tundra são consistentes com o retardo de tempo de 1 e 2 anos, respectivamente. Tais retardos de tempo provavelmente resultam das interações entre o nascimento e a maturidade sexual em ambas as populações. Em outras palavras, a influência da disponibilidade

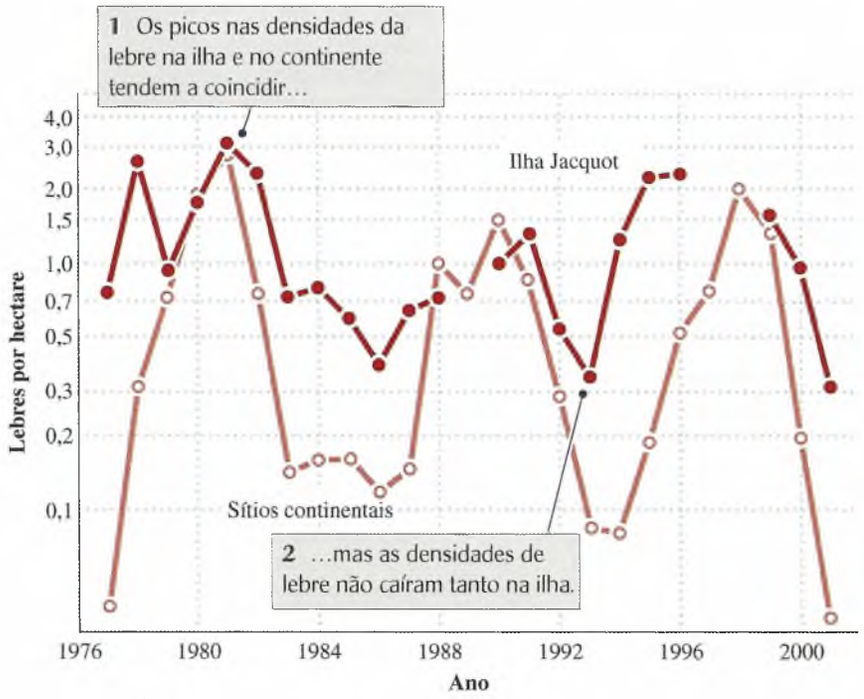


FIG. 15.7 As populações de lebre flutuaram menos na ilha com poucos predadores do que no continente circundante. As populações de lebre foram rastreadas na Ilha Jacquot (5 km²), no lago no sul de Yukon, no Canadá, e no continente próximo durante a primavera em 1977–2001. Segundo C. J. Krebs et al., *Canadian Journal of Zoology* 80:1442–1450 (2002).

de presas num determinado ano pode não ser sentida fortemente na população do predador até que os novos nascidos naquele ano sejam eles próprios maduros o suficiente para se reproduzirem.

Nos sistemas naturais, raramente se encontra uma espécie de consumidor que se alimente de uma única espécie de recurso. Mesmo no caso da interação lince–lebre, predadores adicionais, incluindo os coiotes e diversas aves de rapina, alimentam-se também das lebres, e eles também se alimentam de diversos outros pequenos mamíferos, incluindo as marmotas e os tetrazes. O campo de estudo no sul do Yukon acompanhou as populações de lebres numa ilha em um grande lago e numa área continental adjacente em volta do lago. A população da ilha foi exposta a poucas espécies de predadores e baixos números de predadores. A população de lebres na ilha ciclou em sincronia com as populações de lebres no continente, mas com menor amplitude (variação pico para vale) (Fig. 15.7). Embora as densidades de população no pico nas duas áreas fossem semelhantes, as densidades mais baixas da população da lebre na ilha estavam bem acima daquelas do continente, sugerindo que a pressão maior do predador aumenta a intensidade dos ciclos populacionais, mas não seu período. Os predadores se movendo para lá e para cá da ilha para o continente, especialmente aves de rapina, podem ter mantido a sincronia das populações insulares e continentais.

As observações de longo prazo mostram que as flutuações populacionais sincronizadas podem continuar mais ou menos imutáveis por muitos ciclos, e assim seu comportamento dinâmico parece representar uma interação estável entre predadores e presas. Contudo, o período e a intensidade de um ciclo também dependem do ambiente físico. Por exemplo, as populações de coruja (predador) e do rato-do-campo (presa) ciclam dramaticamente em períodos de 4 anos no norte da Escandinávia, mas flutuam anualmente num clima mais ameno do sul da Suécia. Uma explicação para essa diferença é que a cobertura de neve pesada e prolongada no norte protege os ratos-do-campo das corujas durante o longo inverno, assim criando um retardo nos efeitos das populações de coruja sobre a sobrevivência dos ratos-do-campo. No sul, as corujas podem caçar os ratos-do-campo por grande parte do inverno, e assim os efeitos de seu número sobre a sobrevivência do rato-do-campo são sentidos mais rapidamente. Com os climas se aquecendo no norte da Europa, contudo, a cobertura de neve do inverno no norte está mais curta, e o comportamento cíclico do sistema parece estar sendo quebrado (Fig. 15.8). Uma outra diferença im-

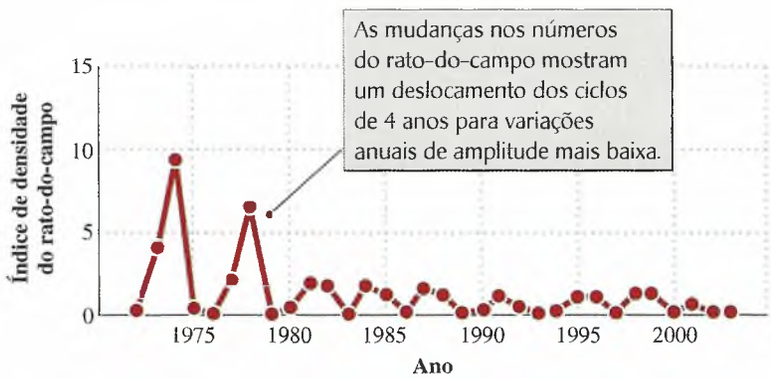


FIG. 15.8 Os ciclos populacionais dos ratos-do-campo no norte da Escandinávia têm se amortecido com as temperaturas mais quentes no inverno. Para estimar as densidades populacionais do rato-do-campo, os investigadores capturaram rato-do-campo e registraram o número total de indivíduos de três espécies por 100 noites de captura (índice de densidade do rato-do-campo) durante a primavera entre 1972 e 2003. Segundo B. Hörnfeldt, T. Hipkiss e U. Uklund, *Proc. R. Soc. London* B 272:2045–2049 (2005).

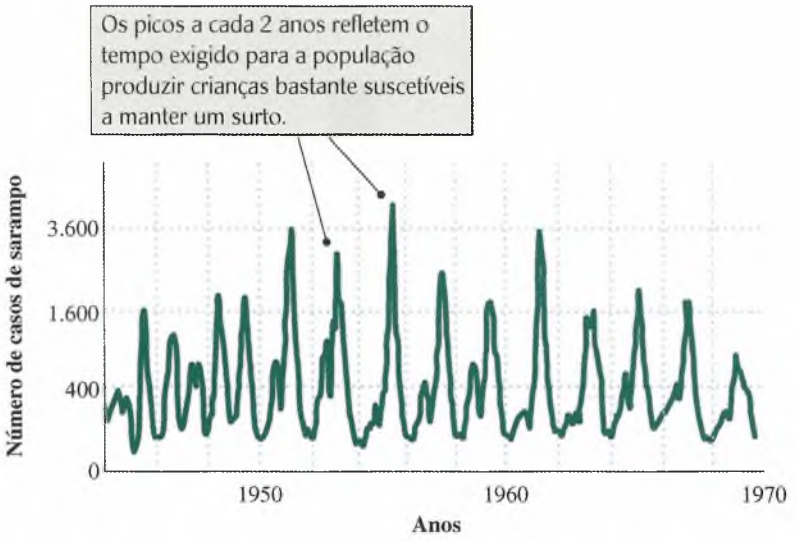


FIG. 15.9 O desenvolvimento da imunidade do hospedeiro influencia os ciclos populacionais dos patógenos. Casos de sarampo reportados em Londres, Inglaterra, entre 1944 e 1968 (antes que uma vacina contra o sarampo tivesse sido desenvolvida) atingiram seu máximo em cerca de cada 2 anos. Segundo P. Rohani, D. J. D. Earn e B. T. Grenfell, *Science* 286:968–971 (1999).

portante é que as populações do rato-do-campo do norte suportam diversos predadores altamente especializados, tais como as doninhas, enquanto os predadores no sul tendem a se alimentar de diversos organismos de presas. Como veremos abaixo, o uso de presas alternativas tende a estabilizar os sistemas predador–presa e pode reduzir a ciclagem pela eliminação da dependência dos predadores sobre um único tipo de presa.

A periodicidade nas relações patógeno–hospedeiro

Embora os patógenos não sejam estritamente predadores, suas interações com as espécies hospedeiras são também influenciadas por retardos de tempo. Mais importante, o desenvolvimento de respostas imunológicas remove indivíduos hospedeiros da população suscetível (porque agora são imunes) e retarda a disseminação posterior de um patógeno. O sarampo, uma doença viral altamente contagiosa que contudo estimula a imunidade de longo prazo, tipicamente produz epidemias em intervalos de 2 anos em populações humanas não vacinadas (Fig. 15.9). Dois anos são exigidos para que uma população acumule uma densidade alta o bastante de crianças recentemente suscetíveis para sustentar um surto de sarampo.

A densidade populacional do hospedeiro também influencia a taxa de transmissão do patógeno entre hospedeiros. Em densidades altas de hospedeiros, os patógenos podem gerar ciclos populacionais quando eles aumentam a mortalidade do hospedeiro ou impedem sua reprodução. Os patógenos infectam indivíduos mais rapidamente em populações densas do que em populações esparsas porque eles entram em contato com novos hospedeiros mais frequentemente. Sob estas condições, uma alta prevalência da doença pode levar as populações do hospedeiro a níveis baixos. À medida que a densidade da população do hospedeiro diminui, contudo, a cadeia de contágio se quebra, menos indivíduos hospedeiros se tornam doentes, e a população de hospedeiro pode crescer uma vez mais.

O padrão é evidente nas populações da lagarta-de-tenda da floresta, que periodicamente aumentam em tal densidade que podem desfolhar bosques de árvores em milhares de quilômetros quadrados. Estas infestações são normalmente controladas por um patógeno virulento, o vírus da poliedrose nuclear (NPV), que causa alta mortalidade das lagartas-de-tenda em altas densidades populacionais. Em muitas regiões, as infestações da lagarta-de-tenda duram cerca de 2 anos antes que o vírus controle a população de sua presa. Em outras regiões, contudo, as infestações podem durar até 9 anos. Jens Roland, na Universidade de Alberta, descobriu que a fragmentação das florestas, que cria abundantes *habitats* de borda, tende a prolongar os surtos da lagarta-de-tenda (Fig. 15.10). Aparentemente, as lagartas nas bordas são expostas a uma luz solar mais intensa, que desativa o vírus NPV. Neste caso, a estrutura do *habitat* claramente tem efeitos secundários importantes sobre os ciclos populacionais.

Criando ciclos predador–presa no laboratório

Durante os anos 1920, os biólogos se tornaram interessados em usar predadores e patógenos para controlar as populações de pragas de plantações e de florestas. Estas iniciativas criaram a necessidade para desenvolver modelos de laboratório que os biólogos poderiam usar para explorar os ciclos predador–presa sob condições controladas e identificar suas causas potenciais. Desenvolver modelos realistas, no entanto, se mostrou difícil, por causa da simplicidade das culturas de laboratório.

Alguns dos estudos experimentais iniciais foram executados pelo biólogo russo G. F. Gause com os protistas. Estes resultados iniciais foram desapontadores porque, no ambiente simples de um tubo de teste, os predadores são extremamente eficientes: eles tipicamente comem as populações de presa até a extinção e então morrem eles próprios. Contudo, Gause descobriu que esta situação desesperançosa poderia ser estabilizada proporcionando refúgios onde algumas das presas pudessem escapar da predação. Num experimento, Gause introduziu *Paramecium* como a presa e um outro protista ciliado, *Didinium*, como o predador num meio nutritivo num tubo de teste plano. Criando um tal ambiente simples, Gause jogou tudo contra a presa; os predadores rapidamente as encontraram, e quando o último *Paramecium* foi então consumido, os predadores morreram de fome. Num segundo experimento, Gause adicionou algumas estruturas ao ambiente colocando lã de vidro, na qual o *Paramecium* poderia encontrar refúgio dos predadores, no fundo do tubo de teste. Com essa virada de mesa, a população de *Didinium* morreu de fome após consumir todas as presas prontamente disponíveis, mas a população de *Paramecium* foi restaurada pelos indivíduos escondidos na lã de vidro.

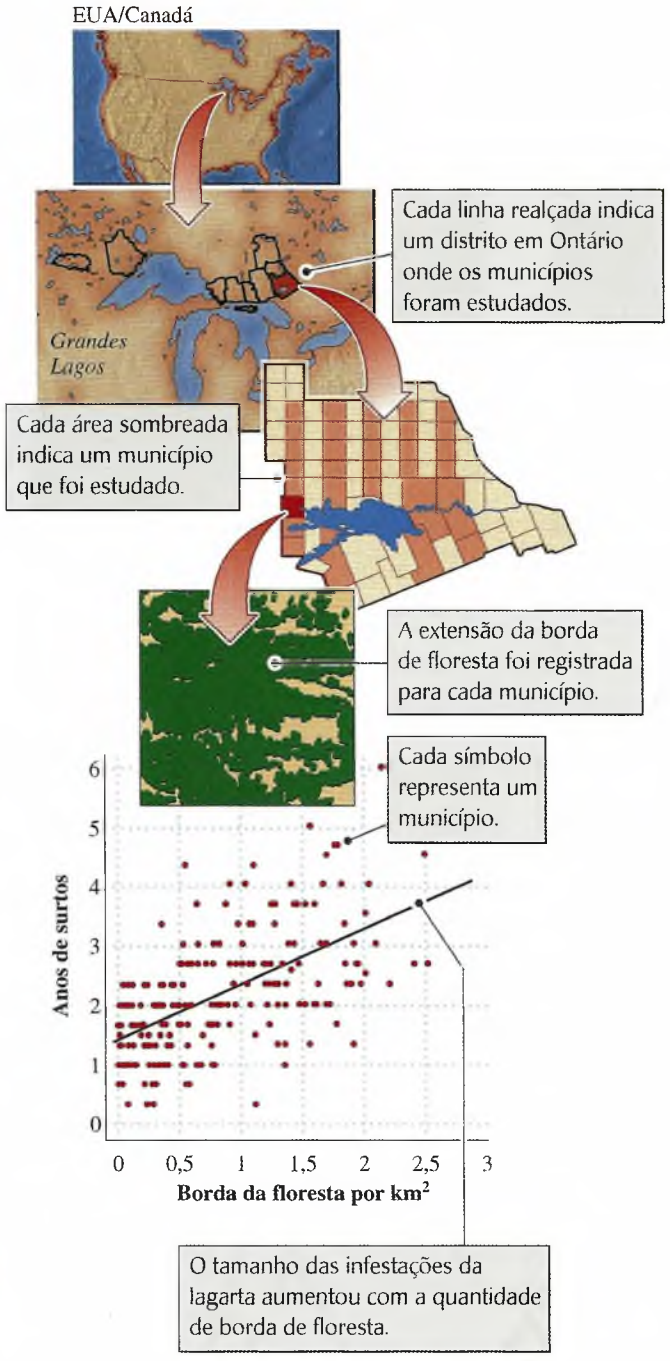


FIG. 15.10 A estrutura do *habitat* pode afetar os ciclos populacionais. Os pesquisadores registraram o tamanho das infestações da lagarta-de-tenda da floresta em diversos municípios de Ontário, Canadá, com diferentes quantidades de borda de floresta. Segundo J. Roland, *Oecologia* 93:25–30 (1993).

Gause finalmente atingiu oscilações recorrentes nas populações de predador e presa através de periodicamente adicionar pequenos números de predadores — repondo o estoque, assim por dizer. Adicionar indivíduos repetidamente a uma cultura experimental corresponde a uma recolonização natural de um fragmento de *habitat* por indivíduos de outras áreas. Este padrão de extinção e recolonização é remanescente da interação entre a mariposa-do-cacto e o pera-espinhosa: lembre-se de que o cacto escapa da aniquilação dispersando-se para áreas de risco de predadores. No fim, contudo, Gause foi incapaz de atingir ciclos populacionais de predador–presa num sistema fechado. Sua falha sublinha a significância dos experimentos de C. B. Huffaker, que exploramos a seguir.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os experimentos de Huffaker nas populações de ácaros. C. B. Huffaker, um biólogo da Universidade da Califórnia em Berkeley, que foi pioneiro no controle biológico de pestes de plantações, tentou produzir um ambiente no laboratório que permitiria ao predador e à presa persistirem sem repor qualquer população. Huffaker usou o ácaro-de-seis-pontos (*Eotetranychus sexmaculatus*), uma praga das frutas cítricas, como a presa e um outro ácaro, *Typhlodromus occidentalis*, como o predador. Ele estabeleceu populações experimentais em bandejas dentro das quais ele podia variar o número, a área de superfície exposta e a dispersão de laranjas que ele proporcionou como alimento para presas (Fig. 15.11).

Nos primeiros estudos de Huffaker, cada bandeja tinha 40 posições arranjadas em 4 fileiras de 10 cada uma. Em cada posição estava uma laranja ou uma bola de borracha do tamanho de uma laranja. A área superficial exposta das laranjas foi diversificada com quantidades variadas de cobertura de papel, as bordas das quais eram seladas com cera para evitar que os ácaros rastejassem por baixo delas. Na maioria dos experimentos, Huffaker primeiro estabeleceu uma população de presas de 20 fêmeas por bandeja, e então introduziu duas fêmeas de predadores 11 dias depois (ambas as espécies se reproduzem partenogeneticamente, e assim os machos não eram necessários).

Quando os ácaros-de-seis-pontos foram introduzidos nas bandejas sozinhos, suas populações se nivelaram entre 5.500 e 8.000 ácaros por bandeja. Quando os predadores foram adicionados, estes aumentaram rapidamente e logo aniquilaram a população de presas, e então se autoextinguiram. Embora os predadores sempre eliminem as presas, a distribuição das áreas expostas das laranjas influenciou o curso da extinção. Quando as áreas expostas estavam em posições adjacentes, os predadores poderiam viajar rapidamente entre elas. Naqueles casos, as populações de presas atingiram um máximo de somente 113–650 indivíduos e foram levadas à extinção em 23–32 dias. Quando a mesma quantidade diária de laranja exposta foi espalhada randomicamente pelas bandejas de 40 posições, contudo, as populações de presa atingiram um máximo de 2.000–4.000 indivíduos e persistiram por 36 dias em média. Assim, Huffaker pode prolongar a sobrevivência da população de presas proporcionando a ela áreas remotas de *habitat* adequado para as quais os predadores demoravam a se dispersar.

Huffaker raciocinou que, se a dispersão dos predadores pudesse ser retardada ainda mais, as duas espécies poderiam coexistir. Para conseguir isso, ele tornou o ambiente espacialmente mais complexo e introduziu barreiras à dispersão dos predadores. O número de posições possíveis de laranjas foi aumentado para 120, e uma área de alimentação exposta, equivalente a seis laranjas, foi espalhada sobre as 120 posições. Um padrão de labirinto de barreiras de vaselina foi colocado entre as laranjas para retardar a dispersão dos predadores. Os predadores *Typhlodromus* dão a volta caminhando, mas os ácaros-de-seis-pontos produzem uma linha de cera que usam como paraquedas para flutuar nas correntes de vento. Para tirar vantagem deste comportamento, Huffaker colocou poleiros de madeira verticais através das bandejas, os quais os ácaros-de-seis-pontos usavam como pontos de decolagem em suas andanças. Este arranjo finalmente produziu uma série de três ciclos populacionais ao longo de 8 meses de experimento (Fig. 15.12). A distribuição de predadores e presas pelas bandejas continuamente mudava à medida que as presas, em seu caminho para o extermínio em uma área de ali-

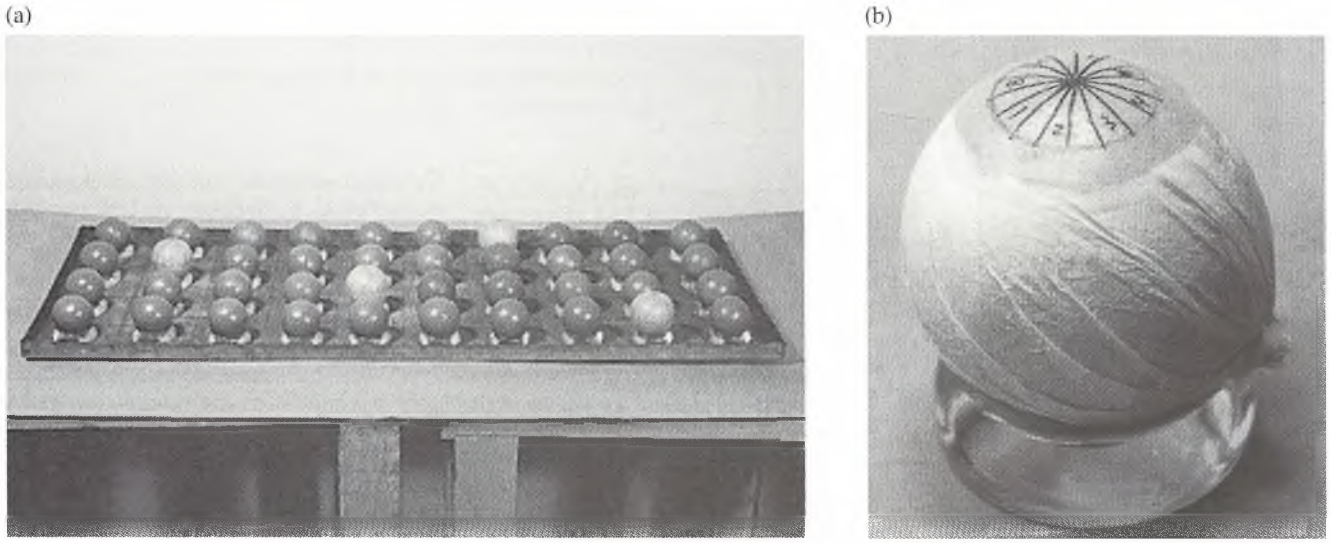


FIG. 15.11 O experimento clássico de C. B. Huffaker testou os parâmetros de coexistência predador–presa. (a) Em cada bandeja experimental, quatro laranjas, metade exposta, foram distribuídas ao acaso entre as 40 posições na bandeja. Outras posições são ocupadas por bolas de borracha. (b) Cada laranja é embrulhada com papel e suas bordas seladas com cera. A área exposta foi dividida em diversas seções para facilitar a contagem dos ácaros. Cortesia de C. B. Huffaker, de C. B. Huffaker, *Hilgardia* 27:343–383 (1958).

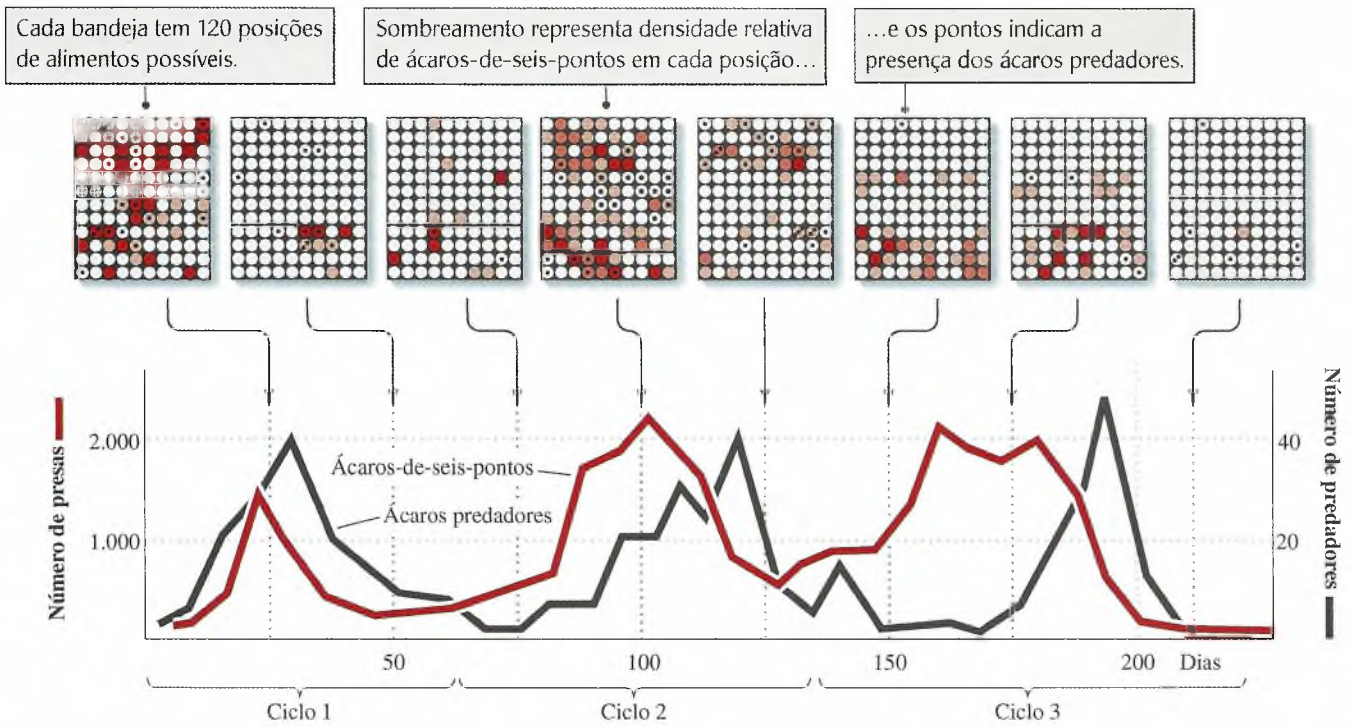


FIG. 15.12 O mosaico espacial de *habitats* permite aos predadores e presas coexistirem. As caixas sombreadas mostram as posições e densidades relativas dos ácaros de Huffaker nas bandejas nos oito tempos indicados. As distribuições dos ácaros mudaram à medida que as presas colonizavam novas áreas de alimentação, permanecendo um passo à frente de seus predadores. De C. B. Huffaker, *Hilgardia* 27:343–383 (1958).

mentação, recolonizassem a próxima um salto à frente de seus predadores. Assim, Huffaker efetivamente criou uma metapopulação no laboratório.

A despeito da fragilidade do ciclo predador–presa que foi obtido, o experimento de Huffaker demonstrou que um mosaico espacial de *habitats* adequados pode capacitar as populações de predadores e presas a coexistirem através do tempo. Dois tipos de retardo de tempo fizeram as populações entrar em ciclo: um resultou da dispersão lenta dos predadores entre os fragmentos de alimento, e o outro, do tempo necessário para o número de predadores aumentar. Como nos experimentos de Gause com protozoários, o predador e a presa não poderiam coexistir na

ausência de refúgios adequados para a presa. Huffaker criou aqueles refúgios dispersando fragmentos de alimento e criando barreiras para os movimentos do predador. Quando o ambiente é complexo o bastante tal que os predadores não podem facilmente encontrar presas escassas, populações estáveis ou ciclos populacionais estáveis podem ser atingidos.

Modelos matemáticos simples podem reproduzir as interações cíclicas predador–presa

Mesmo antes da criação experimental de Huffaker dos ciclos predador–presa no laboratório, os biólogos teóricos tinham desenvolvido modelos matemáticos numa tentativa de reproduzir este fenômeno populacional no papel. Alfred J. Lotka e Vito Volterra, independentemente, desenvolveram as primeiras descrições matemáticas das interações predador–presa durante os anos de 1920. O **modelo de Lotka–Volterra** prevê oscilações nas abundâncias das populações de predador e presa, com os números dos predadores ficando atrás daqueles das presas.

O modelo Lotka–Volterra calcula a taxa de variação na população de presas e a taxa de variação na população de predadores como se cada uma fosse influenciada pela abundância da outra. Seguindo uma convenção comum, designamos o número dos indivíduos de predadores por P e o de indivíduos de presa por V (pense em V de "vítima"). A taxa de variação na população de presas pode ser escrita em palavras como

$$\begin{bmatrix}\text{a taxa de variação}\\ \text{na população de presas}\end{bmatrix} =$$

$$\begin{bmatrix}\text{a taxa de crescimento intrínseca}\\ \text{da população de presas}\end{bmatrix} - \begin{bmatrix}\text{a remoção de indivíduos}\\ \text{das presas por predadores}\end{bmatrix}$$

O primeiro termo é o crescimento exponencial irrestrito da população de presas na ausência de predadores, que encontramos multiplicando a taxa de crescimento exponencial (r) pelo número de indivíduos de presas (V). O segundo termo é a remoção de presas pelos predadores, sem contar outras causas de morte, cVP. O modelo de Lotka–Volterra assume que a predação varia na proporção direta da probabilidade de um encontro aleatório entre predador e presa, que é o produto das populações de presas e predadores, VP. Analogamente, a taxa de variação da população de presas é dada por

$$\frac{dV}{dt} = rV - cVP$$

onde c é um coeficiente que expressa a eficiência do predador (pense em c para "captura eficiente").

A taxa de crescimento da população de predadores também tem dois componentes: (1) a taxa de natalidade, que depende do número de presas capturadas, e (2) uma taxa de mortalidade imposta de fora do sistema:

$$\frac{dP}{dt} = acVP - dP$$

A taxa de natalidade é o número de presas capturadas (cVP) multiplicado por um coeficiente (a) para a eficiência na qual o alimento é convertido em crescimento populacional. A taxa de mortalidade é uma constante (d) multiplicada pelo número de predadores. Assim, os predadores têm a mesma probabilidade de morrer durante um intervalo de tempo, a despeito da densidade populacional do predador. As expressões para as taxas de crescimento das populações de presas e predadores são representadas por equações diferenciais porque elas descrevem variações de quantidades (dV ou dP) em relação a uma mudança no tempo (dt). O modelo Lotka–Volterra é, portanto, um modelo de tempo contínuo.

Para a presa neste modelo, quando o termo para o aumento populacional (rV) excede a remoção de indivíduos pelos predadores (cVP) — isto é, quando $rV > cVP$ — a população de presas aumenta. Podemos rearranjar esta desigualdade para deduzir que $P < r/c$. Assim, quando a população de predadores é menor que a relação r/c, as presas aumentam de número. A desigualdade representa o número de predadores que a população de presas pode suportar e ainda aumentar. Como você pode ver, este número é maior quando o potencial de crescimento (r) na população de presas é maior (como quando as próprias presas têm mais alimento) e quando os predadores são menos eficientes (c) em capturá-las. Quando os termos para o aumento populacional de presas e de remoção por predadores estão exatamente equilibrados, a população de presas nem aumenta, nem diminui, e diz-se estar em equilíbrio. Neste ponto, $dV/dt = 0$ e $P = r/c$.

A população de predadores pode aumentar quando o seu próprio potencial de crescimento excede a sua taxa de mortalidade: $acVP > dP$, que pode ser rearrumado para $V > d/ac$. Esta desigualdade representa o número de presas exigido para sustentar o crescimento da população de predadores. Este número é maior quando a taxa de mortalidade dos predadores (d) é maior, e menor quando os predadores são mais eficientes em capturar as presas (c) e convertê-las em filhotes (a). A população de predadores atinge um tamanho de equilíbrio, $dP/dt = 0$, quando $V = d/ac$.

As trajetórias de populações de predadores e presas e o ponto de equilíbrio comum

As relações entre predadores e presas podem ser retratadas como um gráfico, com eixos representando os tamanhos das duas populações, como mostrado na Fig. 15.13. Por convenção, os números de predadores aumentam ao longo do eixo vertical, e os de presa ao longo do eixo horizontal. A linha pontilhada horizontal em $P = r/c$ na Fig. 15.13a representa a condição $dV/dt = 0$ e é chamada de **isóclina de equilíbrio** (ou *isóclina de crescimento zero*) para a presa. Para qualquer combinação de números de predadores e presas que se situe na região abaixo desta linha, a população de presas aumenta porque há relativamente poucos predadores. Na região acima da isóclina de equilíbrio, a população de presas diminui porque os predadores as removem mais rápido do que elas podem se reproduzir.

A população de predadores pode aumentar somente quando a abundância de presas se situa à direita da linha vertical pontilhada em $V = d/ac$, a isóclina de equilíbrio para o predador (Fig. 15.13b). À direita desta linha, as presas são abundantes o bastante para sustentar o crescimento da população de predadores. À esquerda, a população de predadores diminui porque as presas são escassas. Assim, os critérios para predadores (P) e presas (V) permanecerem em equilíbrio particiona o gráfico em quatro regiões.

A mudança das populações de predadores e presas juntas segue um ciclo fechado que combina as mudanças individuais nas populações de predadores e presas (Fig. 15.14). Este ciclo, cha-

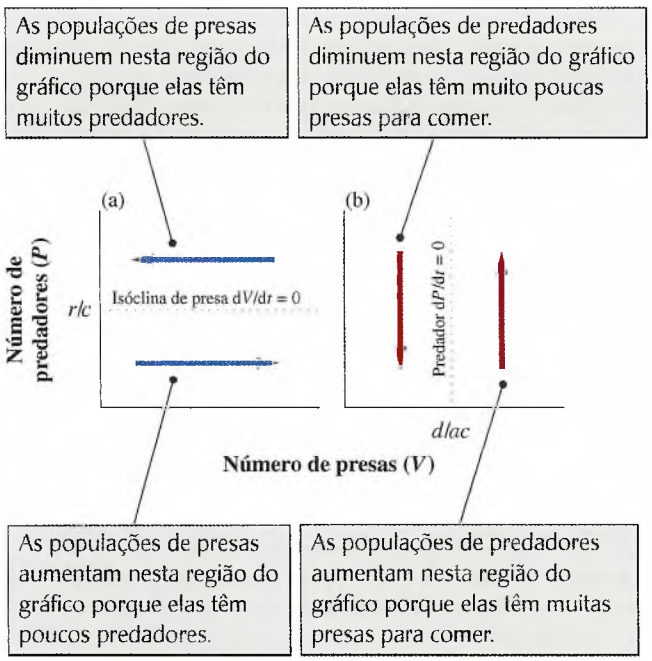


FIG. 15.13 As isóclinas de equilíbrio para predador e presa delineiam regiões de aumento e redução populacional. (a) A isóclina da presa ($dV/dt = 0$ quando $P = r/c$) separa as regiões de aumento populacional da presa (baixo número de predadores) e decréscimo (alto número de predadores). (b) A isóclina do predador ($dP/dt = 0$ quando $V = d/ac$) separa regiões de aumento populacional do predador (alto número de presas) e diminuição (baixo número de presas). Os dois gráficos podem ser sobrepostos, como na Fig. 15.14, para mostrar o padrão de mudança simultânea em ambas as populações.

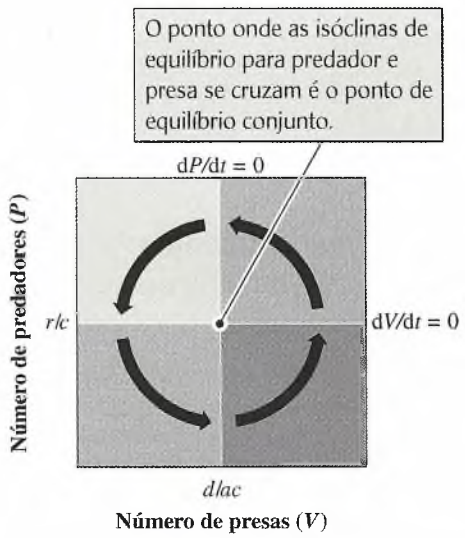


FIG. 15.14 Uma trajetória de população conjunta combina as mudanças individuais nas populações de predador e de presa. Esta trajetória mostra a natureza cíclica da interação predador–presa.

mado de **trajetória populacional conjunta**, pode ser traçado através das quatro regiões do gráfico. Na região inferior direita, por exemplo, predadores e presas aumentam, e sua trajetória populacional conjunta se move para cima e para a direita. Na região superior direita, as presas são ainda abundantes o bastante para os predadores aumentarem, mas o número crescente de predadores depleciona a população de presas. Analogamente, a trajetória de população conjunta se move para cima (mais predadores) e para a esquerda (menos presas).

As trajetórias nas quatro regiões juntas definem um ciclo anti-horário de populações de predadores e presas com um quarto de ciclo fora de fase, com as populações de presas aumentando e diminuindo exatamente à frente da população de predadores (Fig. 15.15). Referindo-se agora de volta às Figs. 15.2 e 15.12, por exemplo, você pode ver que, em cada ciclo, as populações de presas tendem ao pico exatamente à frente das populações de predadores.

Para acessar um tutorial interativo sobre o modelo de Lotka–Volterra, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

O ponto no centro da Fig. 15.14, no qual as isóclinas de equilíbrio para a população de predadores e presas se cruzam, é chamado de **ponto de equilíbrio conjunto**. Uma combinação de população de predadores e presas que cai exatamente neste ponto não mudará com o tempo. Contudo, em um modelo de Lotka–Volterra, quando quaisquer das populações se afastam, mesmo que por pouco, do ponto de equilíbrio conjunto, elas oscilam em torno dele num ciclo contínuo, em vez de voltar para ele. Por esta razão, diz-se que o modelo Lotka–Volterra apresenta uma **estabilidade neutra**. O sistema fica onde ele está, seja no ponto de equilíbrio conjunto ou ciclando em volta dele, até que seja perturbado. Neste sentido, o modelo de Lotka–Volterra não tem uma força estabilizadora intrínseca. O período de oscilação (T) é aproximadamente $2\pi/\sqrt{(rd)}$, onde π (pi) é uma constante, aproximadamente 3,14. Por exemplo, se a taxa de crescimento da população de presas fosse $r = 2$ (200%) por ano, e a taxa de mortalidade do predador fosse $d = 0{,}5$ por ano, o período do ciclo seria de 6,3 anos. Com uma taxa de crescimento populacional de presa maior ou uma taxa de mortalidade de predadores maior — isto é, com uma taxa maior de troca populacional — T seria menor, e o sistema oscilaria mais rapidamente. A amplitude do ciclo depende somente de quão afastadas estejam as populações de predadores e presas do ponto de equilíbrio conjunto.

É importante notar que o modelo de Lotka–Volterra é um conjunto de equações diferenciais (de tempo contínuo), significando que as respostas das populações às mudanças são imediatas. Assim, a dinâmica de ciclagem da interação predador–presa não é causada por retardo de tempo nas respostas, mas em vez disso reflete o tempo exigido para as populações de predador e presa mudarem em tamanho; as respostas populacionais são imediatas, mas elas são incapazes de trazer o sistema exatamente de volta ao ponto de equilíbrio conjunto. O modelo de Lotka–Volterra pode também ser escrito em forma de diferenças (de tempo discreto), que introduzem retardos de tempo nas respostas, mas esta forma do modelo produz ciclos populacionais instáveis e por fim matam o sistema. Outros modelos baseados em equações de diferenças, particularmente o modelo Nicholson–Bailey de interações parasitoide–hospedeiro, produzem ciclos estáveis, mas não os consideraremos aqui.

Voltando ao modelo de Lotka–Volterra, a isóclina de equilíbrio para o predador é o número mínimo de presas ($V = d/ac$) que pode sustentar o crescimento dos predadores. A isóclina de equilíbrio para as presas é o número máximo de predadores

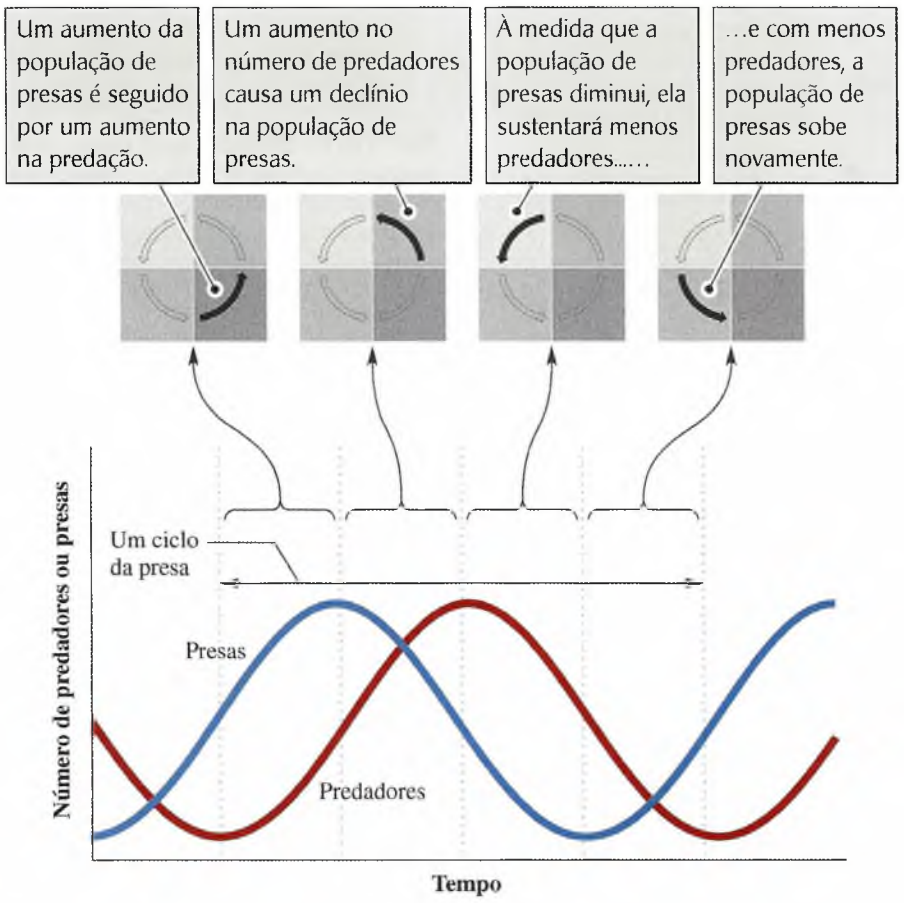


FIG. 15.15 O modelo de Lotka–Volterra prevê um ciclo regular das populações de predador e presa. As curvas mostram como as populações de predador e presa continuamente ciclam fora de fase uma com a outra.

($P = r/c$) que a população de presas pode sustentar. Se a taxa reprodutiva de presas (r) fosse aumentar, ou a eficiência de captura dos predadores (c) fosse diminuir, ou ambos, a isóclina de equilíbrio para as presas ($P = r/c$) se moveria para cima. Isto é, a população de presas seria capaz de suportar a carga de uma população maior de predadores, e ela aumentaria. Se a taxa de mortalidade dos predadores (d) aumentasse e a eficiência de captura de presa (c) ou a eficiência reprodutora (a) dos predadores diminuíssem, a isóclina de equilíbrio para o predador ($V = d/ac$) se moveria para a direita, e mais presas seriam exigidas para sustentar a população de predadores. Uma eficiência de predação aumentada (c) sozinha simultaneamente reduziria ambas as isóclinas: menos presas seriam necessárias para sustentar uma taxa de captura (a isóclina do predador diminuiria), mas a população de presas seria menos capaz de sustentar predadores mais eficientes.

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS. *Modelos de Estimulação de Interações Predador–Presa.* Tente mudar as variáveis do modelo Lotka–Volterra para ver os efeitos sobre o período e a amplitude dos ciclos de predador–presa. Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

ECÓLOGOS EM CAMPO **Testando uma previsão do modelo Lotka–Volterra.** Uma das previsões mais surpreendentes do modelo de Lotka–Volterra é que um aumento na taxa de natalidade das presas (r) levaria a um aumento na população de predadores (P), mas não na população de presas (V). É como se o benefício para as presas de alguma melhoria no ambiente — melhor suprimento de sua própria comida, por exemplo — fosse passado diretamente para seus predadores.

Esta previsão foi testada por Brendan Bohannan e Richard Lenski, da Universidade Estadual do Michigan, num experimento simples de microcosmo. As presas em seu sistema eram a bactéria *Escherichia coli* e o predador era o bacteriófago T4 (um vírus que infecta bactérias). As populações de bactérias e fagos foram mantidas num quimiostato, um dispositivo no qual o meio de cultura é continuamente substituído por um suprimento novo à medida que o velho é removido. Nesses experimentos, a taxa reprodutiva de *E. coli* foi limitada pela disponibilidade de glicose, suprida em concentrações de 0,1 ou 0,5 mg por litro de meio. Como um influxo constante de novo meio foi equilibrado pela remoção do velho, as populações de bactéria e fago logo atingiram níveis de equilíbrio. Consistente com as previsões do modelo de Lotka–Volterra, a taxa mais alta de provisionamento de alimento para as bactérias levaram ao aumento da população de fagos, mas não das próprias bactérias (Fig. 15.16). O provisionamento mais rápido de alimento também aumentou a amplitude dos ciclos populacionais por sustentar uma taxa mais rápida de aumento das populações bacterianas, que a transportavam para densidades mais altas antes que o fago pudesse capturá-las.

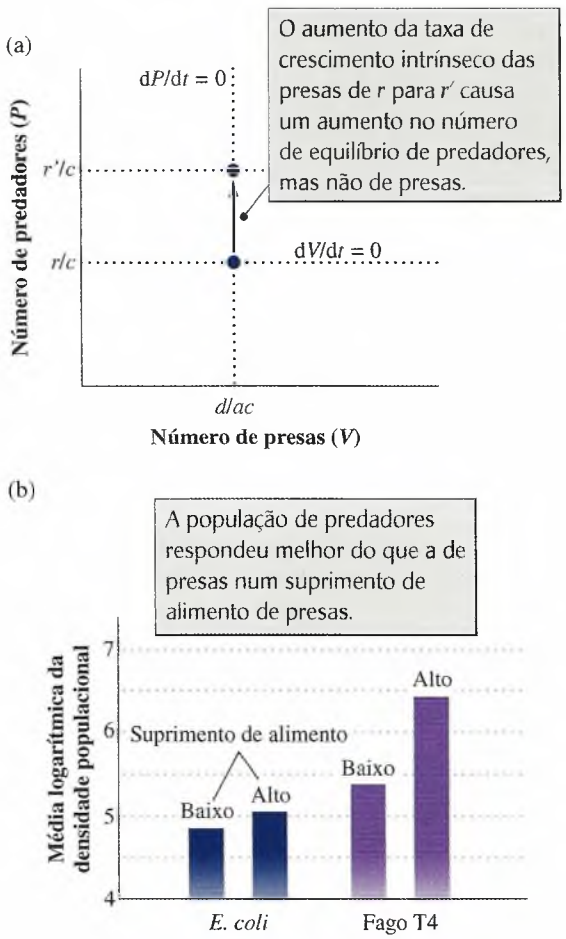


FIG. 15.16 Um aumento na taxa de natalidade das presas aumenta a população de predadores, mas não a população de presas. (a) De acordo com o modelo de Lotka–Volterra, um aumento na taxa de crescimento intrínseco da população de presas (r) eleva a isóclina de equilíbrio para a população de predadores (r/c) mas não muda o número de equilíbrio de presas. (b) Esta previsão do modelo de Lotka–Volterra foi testada aumentando-se a taxa de recurso (glicose) provisionada para as culturas da bactéria *E. coli* nos quimiostatos contendo a bactéria e seus predadores, o bacteriófago T4. Segundo B. J. M. Bohannan e R. E. Lenski, *Ecology* 78:2303–2315 (1997).

A dinâmica patógeno–hospedeiro pode ser descrita pelo modelo S-I-R

As relações entre os patógenos e seus hospedeiros pode ser construída em modelos semelhantes ao modelo predador–presa de Lotka–Volterra. Esses modelos nos fornecem conhecimentos sobre doenças infecciosas. Os patógenos, diferente dos predadores, nem sempre removem indivíduos hospedeiros de uma população. Contudo, como os hospedeiros podem desenvolver respostas imunológicas que tornam os indivíduos resistentes ao patógeno, a interação patógeno–hospedeiro pode desenvolver retardos de tempo que levem a ciclos populacionais.

O modelo mais simples de transmissão de doença infecciosa que incorpora imunidade é o **modelo S-I-R**. O S em S-I-R vem de indivíduos suscetíveis, o I de indivíduos infectados, e o R de indivíduos recuperados com imunidade adquirida (Fig. 15.17). Podemos usar este modelo para examinar o curso de uma epidemia de vida curta à medida que ela se move através de uma população.

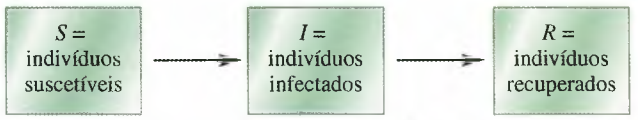


FIG. 15.17 O modelo S-I-R simula as interações patógeno–hospedeiro. Os indivíduos numa população de hospedeiro são inicialmente suscetíveis a um novo patógeno (S). Eles se tornam infectados (I), durante cujo tempo podem infectar outros indivíduos e então se recuperar (R) e se tornar resistentes a uma infecção posterior.

Um indivíduo hospedeiro infectado por um patógeno (a origem primeira da doença) disseminará a doença para os outros, criando casos secundários. O curso da epidemia depende de dois fatores opostos: a taxa de transmissão (b) e a taxa de recuperação (g). A variável b inclui a taxa de contato de indivíduos suscetíveis com um indivíduo infectado, assim como a probabilidade de a infecção ter sido transmitida. A variável g determina o período no qual o indivíduo é infeccioso. A taxa reprodutiva R_0 é definida como o número de casos secundários produzidos por um caso primário durante seu período de infecciosidade, onde $R_0 = (b/g)\,S$. Assim, R_0 é a razão da taxa de transmissão (b) para a taxa de recuperação (g) vezes o número de indivíduos suscetíveis na população (S).

Usando o modelo S-I-R, podemos perguntar se a introdução de um pequeno número de indivíduos infecciosos numa população suscetível no tempo 0 provocará uma epidemia da doença. Se $R_0 > 1$, então uma reação em cadeia ocorrerá, e uma epidemia se estabelecerá, porque cada indivíduo infectado infecta mais do que um outro indivíduo hospedeiro antes que ele se recupere da doença. Quando $R_0 < 1$, a infecção falha em dominar a população hospedeira, porque os indivíduos infectados falham em gerar uma nova infecção, em média, antes que se recupere. Mesmo quando uma epidemia começa, à medida que mais indivíduos são infectados, e subsequentemente se recuperam e se tornam resistentes (R), o número de indivíduos suscetíveis (S) diminui, e o valor de R_0 diminui em paralelo. Quando atinge $R_0 < 1$, a epidemia não pode mais se autossustentar.

Os valores típicos de R_0 em doenças infantis de humanos (sarampo, catapora, caxumba, etc.) variam desde 5 até um valor tão grande quanto 18. O HIV, limitado primordialmente pelo seu modo de transmissão por contato sexual direto ou transfusão de sangue, tem um valor de R_0 de 2–5. No outro extremo, a malária, que é transmitida por um mosquito vetor, tem um valor de R_0 maior que 100 em grandes populações humanas; as pessoas infectadas permanecem infectadas por longos períodos, e os mosquitos são vetores eficientes. O curso que uma doença epidêmica poderia tomar está ilustrado na Fig. 15.18.

O modelo básico S-I-R não inclui nascimentos de novos indivíduos suscetíveis nem perda de resistência entre os indivíduos previamente infectados, e assim a epidemia simplesmente corre seu curso até que todos os indivíduos na população estejam recuperados e resistentes, ou muito poucos indivíduos suscetíveis permanecem para sustentar a disseminação da doença. Os vírus da influenza se espalham na população humana desta maneira. O efeito da vacinação deste modelo é remover indivíduos da população suscetível, dessa forma reduzindo o valor de R_0 e a probabilidade de que uma epidemia possa se autossustentar.

Outros fatores podem ser adicionados ao modelo, incluindo o nascimento de crianças suscetíveis, uma latência entre a infecção e a infecciosidade, uma mortalidade de hospedeiro dependente da doença, uma dinâmica populacional do hospedeiro e

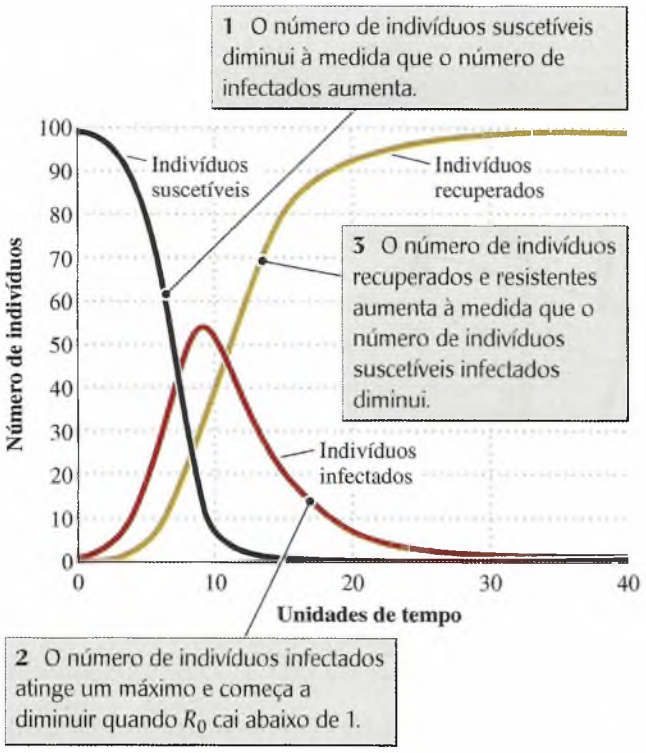


FIG. 15.18 O modelo S-I-R pode prever a disseminação de uma epidemia através de uma população de hospedeiros. Para esta estimulação o tamanho da população hospedeira foi arbitrariamente definido em 100 indivíduos, tal que *S*, *I* e *R* são expressados como número de indivíduos e também como percentagens da população de hospedeiro. R_0 é expressado × 100. No início da epidemia, quando *S* está próximo de 1, $R_0 = 5$. A taxa de infecção (b) é 1, a taxa de recuperação (*g*) é 0,2, e a duração da infecciosidade (1/*g*) é 5 unidades de tempo.

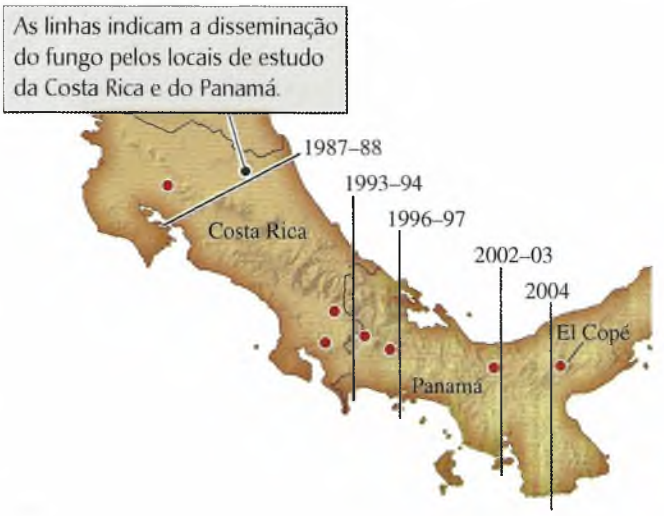


FIG. 15.19 Uma onda de infecção do fungo quitrídio se espalhou do noroeste até o sul pela Costa Rica e Panamá de 1987 a 2004. Os pontos vermelhos indicam locais amostrados para anfíbios infectados. De K. Lips, et al., *Proc Natl. Acad. Sci. USA* 103:3165-3170 (2006).

uma transmissão vertical da doença de pai para filho. Quando os indivíduos recuperados perdem sua imunidade e se tornam suscetíveis normalmente, o patógeno pode produzir epidemias periódicas numa população de hospedeiros. Por exemplo, se um indivíduo infectado é contagioso por 1 semana e mantém imunidade por 5 anos daí em diante, o período entre surtos da doença com $R_0 = 5$ é quase exatamente de 1 ano. Os nascimentos de novos indivíduos suscetíveis têm o mesmo efeito de aumentar o número de indivíduos suscetíveis e criar epidemias periódicas, como mostrado na Fig. 15.9 para o sarampo.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Os fungos quitrídios e o declínio global dos anfíbios. A maioria das espécies de anfíbios estão declinando em todo o mundo, e muitos já estão extintos. Os anfíbios são particularmente sensíveis aos poluentes e às mudanças no clima, mas a causa mais importante do declínio desta população parece ser um patógeno fúngico. Como previsto pelo modelo S-I-R, esperaríamos um patógeno típico fazer uma espécie de hospedeiro declinar até que houvesse muito poucos hospedeiros suscetíveis para sustentar a disseminação continuada do patógeno. Analogamente, esperaríamos que um patógeno não levasse a espécie de hospedeiro à extinção. Contudo, o patógeno recentemente descoberto nos anfíbios não parece seguir esta expectativa.

Em 2006, Karen Lips, da Universidade do Sul de Illinois, e seus colegas documentaram a disseminação do patógeno fúngico *Batrachochytrium dendrobatidis*, comumente chamado de fungo quitrídio, por toda a América Central. A origem do fungo não é ainda conhecida, mas parece ser uma imigração recente na América Central. Diferente de muitos outros patógenos, *B. dendrobatidis* pode infectar uma ampla variedade de espécies de anfíbios. Assim, se o fungo matar uma espécie de hospedeiros, ele pode persistir infectando uma outra espécie alternativa. Tal patógeno impõe uma grande ameaça à persistência de grupos inteiros de espécies.

A equipe de pesquisadores de Lips decidiu documentar a disseminação de *B. dendrobatidis* entre os anfíbios na América Central (Fig. 15.19). Eles amostraram mais de 1.500 anfíbios em um sítio em El Copé, Panamá, onde o fungo ainda não tinha chegado. Entre 2000 e julho de 2004, nenhum indivíduo testou positivo para *B. dendrobatidis*. Em outubro de 2004, contudo, 21 das 27 espécies amostradas tinha uma prevalência maior do que 10% do fungo em suas populações. Em dezembro de 2004, 40 espécies testaram positivo para o fungo.

Durante estes anos de testes de espécies para a presença do fungo, os pesquisadores também contaram os anfíbios em El Copé à medida que eles passavam pelos transectos através do *habitat* dos anfíbios para estimar os tamanhos de população de cada espécie. Pelo fim de 2004, contudo, coincidente com a chegada do fungo, o número de anfíbios vivos que eles contaram ao longo dos transectos declinou fortemente (Fig. 15.20), enquanto o número de anfíbios mortos aumentou. Os anfíbios mortos incluíam 38 espécies diferentes de sapos, e 99% dos 318 indivíduos mortos coletados tinham infecções de moderada a severa de quitrídios.

Enquanto permanece desconhecido exatamente como *B. dendrobatidis* mata seus hospedeiros, o fungo claramente tem sido responsável pela morte maciça de sapos na América Central. A extinção é sempre difícil de provar, porque uns poucos indivíduos podem ainda existir numa área ainda não detectados. Contudo, muitas das espécies envolvidas na eliminação não têm sido vistas por vários anos, e estão quase certamente extintas. O fungo está também aparecendo em outras partes do mundo, com efeitos semelhantes. Assim, *B. dendrobatidis* impõe uma grande ameaça para conservação dos anfíbios em todo o mundo. Uma mensagem importante que emerge desta pesquisa é que quando um patóge-

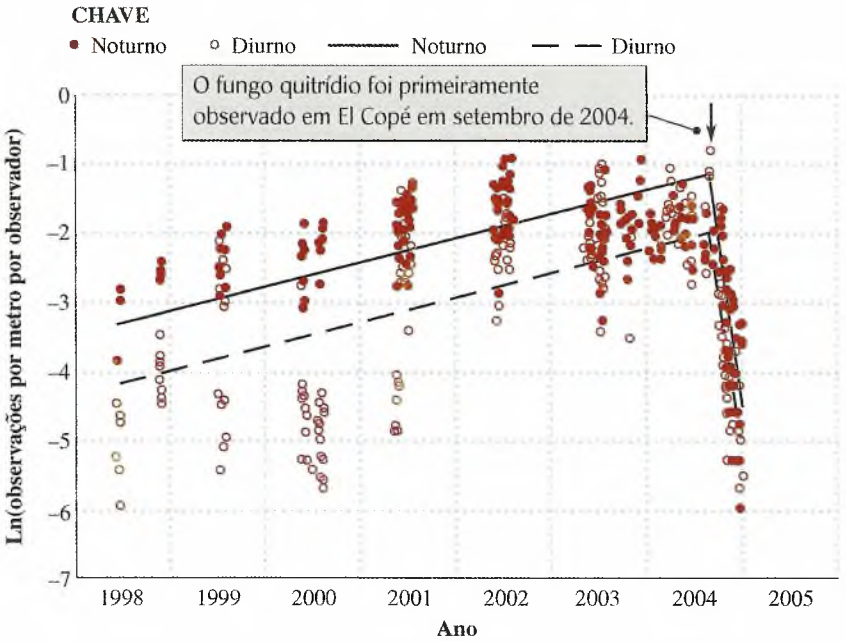


FIG. 15.20 O fungo quitrídio pode causar um rápido declínio nas populações de anfíbios. Os números de anfíbios vivos (escala natural-log) foram observados por biólogos caminhando ao longo dos transectos em El Copé, Panamá, de 1998 a 2005. Logo após o fungo quitrídio ter sido encontrado lá, o número de observações declinou fortemente. De K. Lips, et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:3165–3170 (2006).

no não está restrito a uma única espécie de hospedeiro, ele tem a capacidade de persistir e se espalhar mesmo depois que leve um de seus hospedeiros à extinção.

O modelo de Lotka–Volterra pode ser estabilizado pela saciedade do predador

O modelo de Lotka–Volterra proporciona uma explicação para os ciclos populacionais, mas o modelo é tão simples que falha em representar a natureza de diversas formas importantes. Já mencionamos a ausência de retardos de tempo na forma de tempo-contínuo do modelo. Em consequência, quando a população do predador ou da presa é deslocada do seu ponto de equilíbrio conjunto, o sistema executa oscilações persistentes num ciclo fechado. Qualquer perturbação adicional do sistema dará a estas oscilações populacionais uma nova amplitude e período até que alguma outra influência externa aja sobre eles. Este tipo de comportamento dinâmico é neutralmente estável porque nenhuma força interna age para restaurar as populações de volta ao seu ponto de equilíbrio conjunto. Portanto, as perturbações randômicas acabarão por fim aumentando as oscilações até o ponto no qual a trajetória atinge um dos eixos do gráfico predador–presa (Fig. 15.14, onde V ou $P = 0$), e uma ou ambas as populações morrerão. Esta propriedade *per se* do modelo Lotka–Volterra sobressimplifica grandemente a natureza.

Outras preocupações sobre a adequabilidade do modelo se focalizam no termo de predação (cVP). Numa dada densidade de predadores (P), a taxa na qual as presas são capturadas (cVP) aumenta em proporção direta à densidade de presas (V). Analogamente, os predadores não podem ser saciados; eles apenas continuam comendo, não importa quantas presas capturem. Claramente, este aspecto do modelo é irrealista. Como a adição de um pouco mais de realismo aqui afetaria o comportamento do modelo?

A resposta funcional

A relação da taxa de consumo de um predador individual com a densidade de sua presa foi chamada de **resposta funcional** pelo entomólogo C. S. Holling. Há três tipos potenciais de respostas funcionais, e o modelo de Lotka–Volterra está baseado na menos realista delas. De acordo com o modelo, os predadores consomem as presas numa taxa cVP, tal que a taxa de consumo por predador é cV. Esta relação, chamada de **resposta funcional tipo I**, está ilustrada na Fig. 15.21. Isto significa que a fecundidade de cada predador, que no modelo é proporcional ao número de presas consumidas (acV), aumenta sem restrição na proporção direta do número de presas potenciais. Em outras palavras, quando as presas são numerosas, a fecundidade de cada predador é alta, a despeito de seus próprios números. Assim, a população de predadores cresce rapidamente, e o número de presas pode ser colocado sob controle. Em outras palavras, a predação não tem limite.

Dois fatores ditam que a resposta funcional pode, em vez disso, atingir um platô. Primeiro, os predadores podem ficar saciados — constantemente cheios — em cujo ponto sua taxa de alimentação é limitada pela taxa na qual eles conseguem digerir e similar alimento. Segundo, à medida que um predador captura mais presas, o tempo que ele gasta manipulando-as e comendo-as reduz seu tempo de busca. Por fim, estes dois fatores podem atingir um equilíbrio, e a taxa de captura de presas poderia se estabilizar.

A resposta funcional tipo I pode ser modificada para levar estas limitações em consideração. Uma modificação óbvia é a **resposta funcional tipo II**, na qual o número de presas consumidas por predador inicialmente aumenta rapidamente à medida que a densidade de presas aumenta, mas então se nivela com aumentos adicionais na densidade de presas. Uma **resposta funcional tipo III** se assemelha à resposta tipo II ao impor um limite superior à taxa de consumo de presas, mas difere daquela no sentido de que os predadores consomem relativamente menos presas em baixas densidades de presas.

Em altas densidades de presas, as respostas funcionais tipo II e tipo III diferem pouco: elas são ambas inversamente dependentes da densidade. Em outras palavras, à medida que a densidade de presas aumenta, a proporção daquelas presas consumidas por um dado número de predadores diminui. As respostas tipo

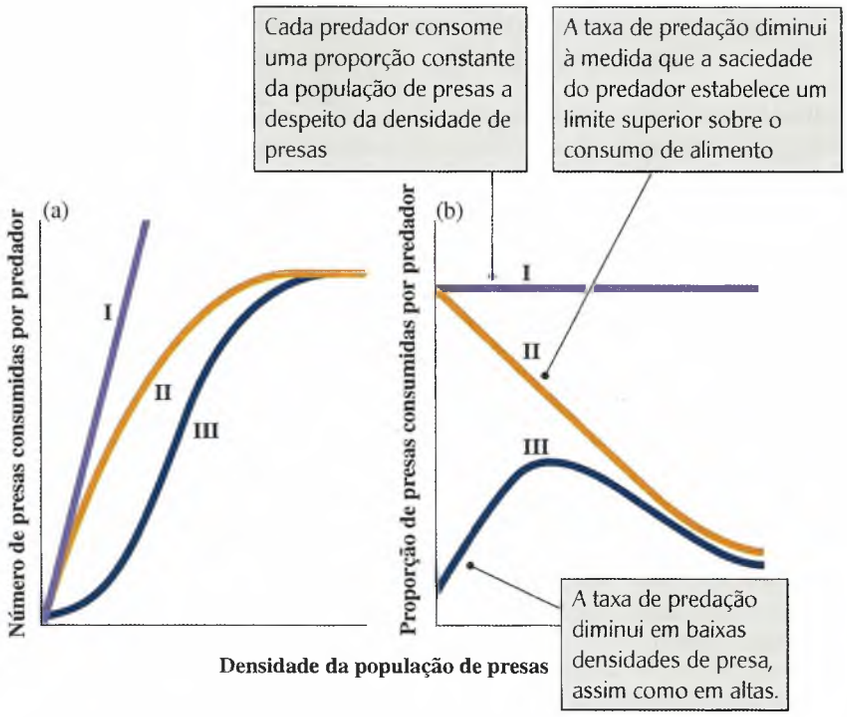


FIG. 15.21 Os predadores podem apresentar três tipos de respostas funcionais para aumentar a densidade de presas. Estas respostas funcionais são mostradas em termos de (a) número de presas consumidas por predador e (b) proporção de presas consumidas por predador.

III diferem das respostas tipo II no sentido de que a proporção das presas consumidas também diminui em densidades mais baixas de presas.

Diversas circunstâncias poderiam causar uma resposta funcional tipo III. Primeiro, um *habitat* heterogêneo permite um número de esconderijos seguros para as presas, e aqueles refúgios protegem uma proporção maior das presas quando há um número menor delas. Segundo, quando os predadores encontram as presas frequentemente, eles formam uma **imagem de busca** que os ajuda a identificar e localizar presas adequadas — numa imagem mental que focaliza sua atenção, assim por dizer. Em densidades de presas baixas, os predadores encontram as presas menos frequentemente, e assim não aprendem a caçá-las tão eficientemente. Terceiro, os predadores podem trocar para fontes alternativas de alimento quando uma determinada presa se torna escassa, reduzindo a pressão sobre a população de presas. Tal **substituição** produz uma resposta tipo III, porque o consumo em densidades baixas de presas é reduzido à medida que os predadores as trocam por fontes de alimento alternativas mais abundantes.

Muitos estudos de campo e de laboratório têm demonstrado as respostas funcionais do tipo III. Por exemplo, quando o inseto predador aquático *Notonecta glauca* foi apresentado a dois tipos de presas, isópodes e larvas de efemérida, ele consumiu o tipo mais comum de presa, qualquer que fosse ela, numa proporção maior do que a sua percentagem de ocorrência (Fig. 15.22). Os predadores trocaram para as presas mais abundantes porque o sucesso de seus ataques era maior nas presas presentes em densidades maiores. Quando os insetos de água encontraram as larvas de efemérida raramente, menos de 10% de seus ataques eram bem-sucedidos. Em densidades mais altas, e portanto taxas de encontro mais altas, o sucesso do ataque subiu para quase 30%, mostrando que a prática aprimora o desempenho do predador. *Notonecta* não apresentou nenhuma preferência inata por qualquer tipo de presa, somente uma preferência pela mais abundante das duas.

A resposta numérica

Predadores individuais podem aumentar seu consumo de itens alimentares somente até o ponto da saciedade. Uma vez que todos os predadores estão saciados, a única forma pela qual o consumo pode manter o passo com uma população de presas de densidade crescente é pelo aumento do número de predadores, seja por imigração ou por crescimento populacional. Juntos, a imigração de predadores e o crescimento populacional constituem a **resposta numérica**. As populações na maioria dos predadores crescem lentamente em relação às populações de suas presas, especialmente quando o potencial reprodutivo de um predador é menor do que o de sua presa e a duração de vida do predador é maior.

Os predadores móveis migrando de áreas adjacentes podem se congregar oportunisticamente onde os recursos se tornam abundantes. Por exemplo, as populações locais de mariquitas-de-peito-castanho, pequenas aves insetívoras do leste da América do Norte, aumentam dramaticamente durante surtos periódicos da traça-do-abeto. Durante os anos dos surtos, suas populações podem atingir 300 casais reprodutivos por km^2, comparado com cerca de 25 casais por km^2 durante os anos sem surto. Este comportamento mostra como um predador pode tirar vantagem de um mosaico mutante de abundância de presas.

Na área de estudo no sul do Yukon mencionada anteriormente, os números do lince aumentaram 7,5 vezes em resposta ao aumento nas populações da lebre-da-neve (Fig. 15.23a). Devido à sincronia dos ciclos da população da lebre em uma grande área geográfica, a maior parte deste aumento foi devida ao crescimento populacional local, mais do que à imigração de qualquer parte. Durante a fase do aumento da população de lebres, o lince se alimentou quase exclusivamente de lebres. Após as populações de lebre começarem a declinar, os predadores trocaram para tipos alternativos, particularmente esquilos-vermelhos e outros pequenos mamíferos (Fig. 15.23b). Contudo, mesmo que as populações destes mamíferos menores fossem estáveis ou crescentes

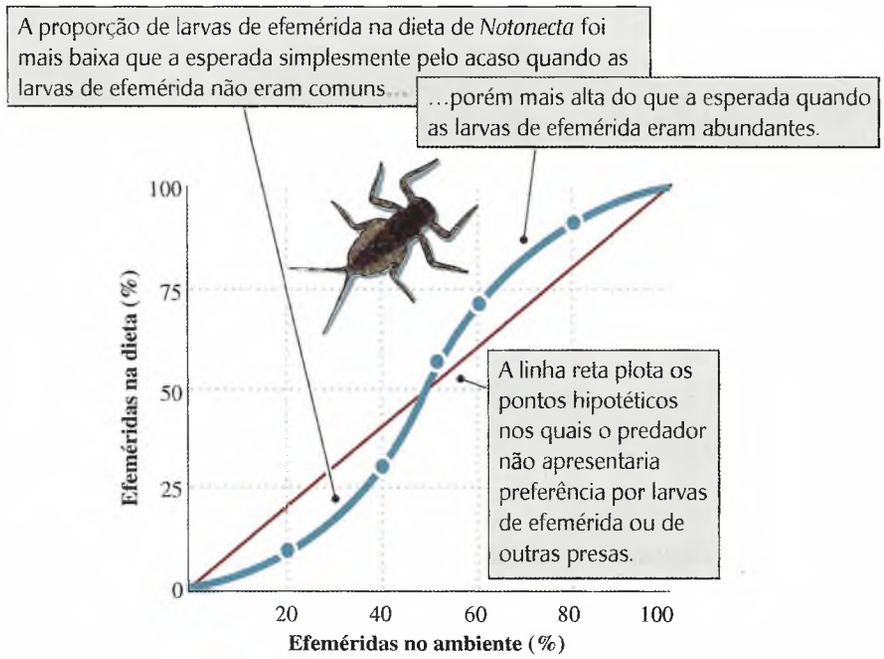


FIG. 15.22 Os predadores podem trocar para presas diferentes em resposta às flutuações na densidade de presas. Os pesquisadores deram ao inseto predador de água *Notonecta glauca* dois tipos de presas, isópodes e larvas de efemérida, em diferentes proporções. De M. Begon e M. Mortimer, *Population Ecology*, 2nd ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford (1981); segundo J. H. Lawton, J. R. Beddington e R. Bonser, in M. B. Usher e M. H. Williamson (eds.), *Ecological Stability*, pp. 141–158, Chapman & Hall, London (1974).

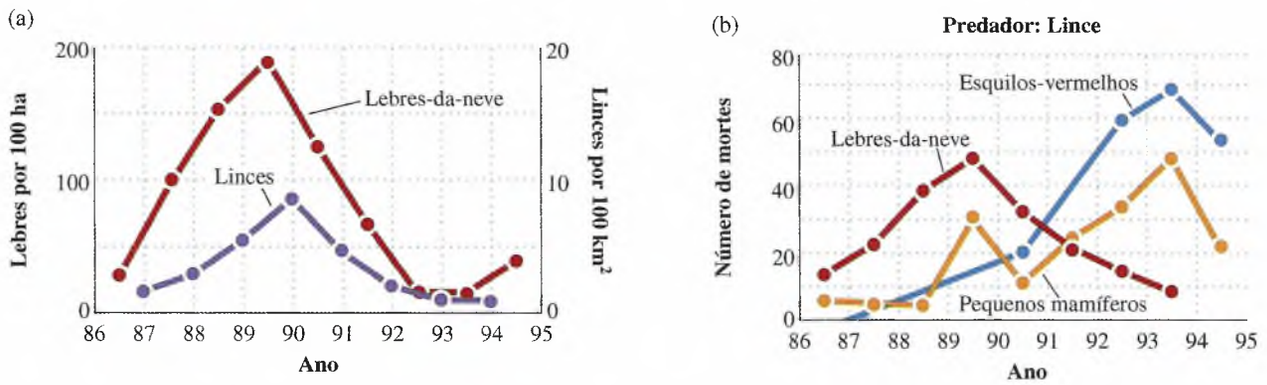


FIG. 15.23 As populações de predadores apresentam uma resposta numérica às mudanças na densidade de presas. (a) No sul do Yukon, as densidades populacionais do lince acompanham de perto aquelas de sua presa preferida, a lebre-da-neve, através do ciclo populacional da lebre. (b) Esquilos-vermelhos e outros pequenos mamíferos foram comidos pelo lince em grandes números somente após as densidades das lebres caírem para um nível baixo. Segundo M. S. O'Donoghue et al., *Oikos* 82:169–183 (1998).

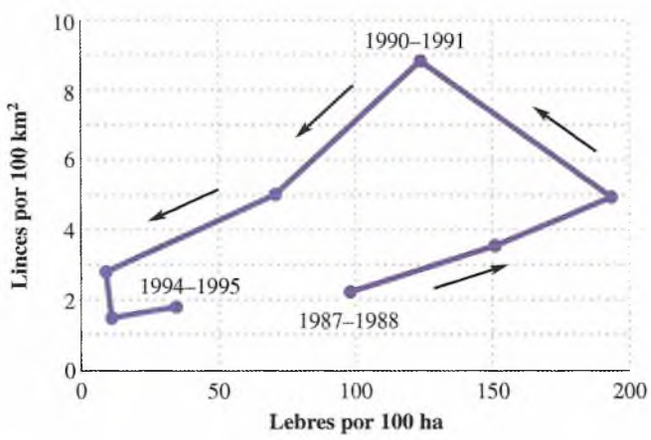


FIG. 15.24 A resposta numérica da população de um predador segue atrás das mudanças na densidade de presas. A população de linces mostrada na Fig. 15.23 respondeu às mudanças na população de lebres seguindo uma trajetória populacional conjunta anti-horária prevista pelo modelo de Lotka–Volterra (veja a Fig. 15.14). Dados de M. S. O'Donoghue et al., *Oikos* 82:169–183 (1998).

durante a fase de declínio do ciclo, evidentemente elas não poderiam sustentar a população de linces, que declinou em paralelo com a lebre-da-neve, sua dieta preferida.

A resposta numérica do predador tende a ficar atrás das mudanças na densidade da população de sua presa, esteja esta aumentando ou diminuindo. Consequentemente, quando as presas estão aumentando, os predadores tendem a ficar escassos; quando estão diminuindo, os predadores tendem a ser relativamente abundantes (Fig. 15.24).

Diversos fatores podem reduzir as oscilações dos modelos predador–presa

Na biologia populacional, o termo **estabilidade** é normalmente aplicado ao atingimento de um tamanho de equilíbrio invariante, frequentemente denominado de capacidade de suporte do ambiente para uma determinada população. Sabemos agora que este termo é muito restritivo, porque as populações de predador e presa podem flutuar em ciclos estáveis por longos períodos. Os fatores desestabilizantes devem estar presentes para que os ciclos ocorram, particularmente os retardos de tempo das respostas das populações às mudanças em seus suprimentos de alimento. Os ciclos estáveis podem, contudo, ser atingidos porque outros fatores equilibram estas forças desestabilizadoras e restringem a amplitude dos ciclos predador–presa. Entre estes fatores estabilizantes estão os seguintes:

1. A ineficiência do predador (ou aumento na fuga das presas ou de suas estratégias de defesa)
2. A limitação da dependência de densidade da população de predador ou da presa por fatores externos à sua relação
3. Fontes de alimento alternativas para o predador
4. Refúgios para presa em baixas densidades
5. Retardos de tempo reduzidos nas respostas do predador às mudanças na abundância de presas

Diversos destes fatores merecem um comentário especial. A ineficiência do predador (baixo c no modelo de Lotka–Volterra) resulta em níveis de equilíbrio mais altos tanto para as presas quanto para os predadores (mais predadores podem ser sustentados por populações maiores de presas) e em baixas taxas de natalidade e mortalidade para ambos no equilíbrio. Ambas estas consequências parecem intensificar a estabilidade de um sistema predador–presa. As fontes de alimento alternativas estabilizam as populações de predadores porque os indivíduos podem trocar entre tipos de alimento em resposta às mudanças nas abundâncias das presas. Analogamente, os refúgios da predação permitem às presas manterem-se em níveis mais altos do que conseguiriam em face de uma intensa predação, dessa forma facilitando a fase de recuperação do ciclo populacional. De fato, tantos fatores tendem a estabilizar as interações predador–presa que o comportamento cíclico de alguns sistemas é possível somente por causa da influência dominante dos retardos de tempo desestabilizadores.

Os retardos de tempo são ubíquos na natureza: eles surgem dos períodos de desenvolvimento dos animais e das plantas, do tempo exigido pelos predadores para imigrar de outras áreas, e do curso de tempo das respostas imunológicas dos animais e das defesas induzidas nas plantas. Em algumas circunstâncias — talvez em sistemas ecológicos menos complexos, como a Tundra e a Floresta Boreal — estes fatores sobrepujam as influências estabilizadoras e resultam em ciclos populacionais.

Os sistemas consumidor–recurso podem ter mais do que um estado estável

O tamanho de qualquer população é influenciado pelas abundâncias de seus recursos e consumidores. Num extremo, uma população-recurso poderia ser limitada primordialmente por seu próprio suprimento de alimento, enquanto os consumidores removem um número inconsequente de indivíduos-recurso. No outro extremo, consumidores eficientes poderiam deplecionar uma população-recurso a níveis abaixo de sua capacidade de suporte. Como vimos, o tamanho de equilíbrio de uma população normalmente reflete um equilíbrio entre as influências limitadoras dos suprimentos de alimento e dos consumidores. Sob algumas circunstâncias, contudo, uma população pode ter dois ou mais pontos de equilíbrio estável, somente um dos quais poderia ser ocupado num dado tempo. Estes pontos de equilíbrio múltiplos são chamados de **estados estáveis alternativos**.

Os estados estáveis alternativos podem surgir quando diferentes fatores limitam as populações em densidades altas e baixas. Em densidades baixas, os indivíduos poderiam ter acesso a refúgios que tornam difícil para seus consumidores localizá-los ou capturá-los. Em geral, densidades baixas de população poderiam tornar os indivíduos tão difíceis de serem localizados e capturados que os consumidores trocariam para outros recursos que dessem maiores retornos sobre o tempo investido no forrageamento. Além disso, em densidades baixas de população, os indivíduos tendem a aumentar em número mais rapidamente do que seus consumidores os removem, porque eles não estão tão limitados pelos seus próprios recursos. À medida que a densidade populacional aumenta, contudo, os consumidores poderiam ser atraídos para o suprimento alimentar crescentemente abundante, e por fim colocar a população sob controle num ponto de equilíbrio estável baixo, bem abaixo de sua capacidade de suporte. O resultado é um **equilíbrio imposto pelo consumidor**.

Agora vamos considerar uma população consideravelmente acima de seu equilíbrio imposto pelo consumidor. No início, a eficiência do consumidor cresce à medida que a densidade da população cresce; os consumidores continuam a manter a população sob controle, levando de volta para o equilíbrio imposto pelo consumidor. Por fim, contudo, os consumidores, eles próprios, tornam-se limitados — seja pelos indivíduos consumidores se tornarem saciados por seus próprios recursos e não mais consumilos numa taxa crescente (respostas funcionais tipo II e III), seja pela população de consumidores se tornar limitada por fatores outros que não a população-recurso, como ninhos adequados ou densidades ou seus próprios predadores. Neste ponto, a população-recurso pode escapar do controle do consumidor e continuar a aumentar até a capacidade de suporte determinada pelos seus próprios recursos — um **equilíbrio imposto pelo recurso**.

Sob este cenário, uma população teria dois estados de equilíbrio alternativos. Como são ambos de equilíbrio, a população não pode facilmente escapar de um e se mover para o outro, pelo menos sob condições ambientais constantes. Contudo, perturbações ambientais que reduzam a população de consumidores poderiam liberar sua população-recurso do controle do consumidor e possibilitar-lhe aumentar até sua capacidade de suporte. Inversamente, mudanças ambientais que deplecionam a população-recurso poderiam trazê-la de volta para o intervalo de controle do consumidor, que então a levaria de volta para o equilíbrio imposto pelo consumidor.

Os estados estáveis alternativos têm implicações práticas para o controle de muitas populações, incluindo as de pragas de cultivo e de florestas. Por exemplo, um congelamento forte ou

uma doença introduzida poderia reduzir a população do predador por tempo suficiente para permitir que uma população de pragas escapasse do controle do consumidor. A população de pragas então continuaria a aumentar até que ela atingisse o equilíbrio imposto pelo recurso mais alto. Para os fazendeiros, isso significa que a população de uma praga de plantação, que normalmente está mantida em níveis inofensivos pelos predadores ou parasitas, subitamente explode num surto fantástico e compete por suas plantações. Após tal mudança, os consumidores exercem pouca influência sobre a população de praga até que algum evento do ambiente traga os números das pragas de volta para dentro do reino do controle do consumidor.

Os surtos da mariposa-do-inverno, uma praga de floresta da América do Norte que desfolha e às vezes mata árvores, podem ser manejados pela introdução de parasitoides que atacam as lagartas. Quando a população da mariposa-do-inverno é reduzida para um nível baixo, ela pode ser mantida baixa por algum tempo por pequenos mamíferos que predam nas pupas na serapilheira no chão da floresta. Contudo, a mariposa-do-inverno pode escapar ao controle do predador quando o clima ou uma doença limita seus predadores. A população pode então aumentar de volta em direção ao seu equilíbrio imposto pelo recurso até que as populações de parasitoides aumentem o suficiente para reconquistar o controle da população de seu hospedeiro.

MAIS NA REDE *A Dinâmica Predador–Presa numa Metapopulação da Mariposa-Cinabre.* A estabilidade desta interação herbívoro–planta depende de refúgios isolados para a população das plantas.

MAIS NA REDE *Os Sistemas de Consumidor de Três Níveis.* Quando os predadores eles próprios têm predadores, suas presas podem se beneficiar. As aves e as vespas reduzem o número dos insetos herbívoros nas árvores, e as árvores se beneficiam do dano reduzido mantendo um crescimento mais rápido e atingindo um tamanho maior.

ANÁLISE DE DADOS ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 4 *Máxima produtividade sustentável.* Qual o nível máximo sustentável de predação sobre uma população de presas? Os predadores limitam suas próprias populações para atingir a produtividade máxima sustentável de suas presas? Você encontrará este módulo no final do capítulo.

RESUMO

1. Observações iniciais das populações de mamíferos revelaram mudanças cíclicas que estimularam os investigadores teóricos e experimentais da dinâmica das interações consumidor–recurso.

2. Os estudos experimentais das espécies de pragas e seus predadores naturais demonstraram que, em muitos casos, os consumidores, incluindo os herbívoros, podem limitar as populações-recurso.

3. As populações de predadores e presas nos sistemas naturais frequentemente aumentam e diminuem em ciclos regulares sincronizados. Estas oscilações resultam da interação das populações de predadores e presas.

4. As causas subjacentes dos ciclos populacionais predador–presa são os retardos de tempo na resposta de cada população às mudanças no tamanho da outra. As interações patógeno–hospedeiro também incorporam retardos de tempo resultantes das respostas imunológicas e, em consequência, os patógenos podem apresentar surtos periódicos.

5. As populações de predadores e presas podem ser colocadas para oscilar no laboratório. A manutenção de ciclos populacionais normalmente exige um ambiente complexo no qual as populações de presas podem encontrar refúgios da predação.

6. Alfred J. Lotka e Vito Volterra criaram um modelo matemático simples de interações predador–presa que prevê os ciclos populacionais. O modelo de Lotka–Volterra usa equações diferenciais nas quais a taxa da remoção de presas é diretamente proporcional ao produto dos tamanhos das populações de predadores e presas.

7. O período do ciclo de Lotka–Volterra depende das taxas de natalidade e mortalidade dos predadores e suas presas — essencialmente as taxas de substituição das populações. O modelo apresenta uma estabilidade neutra, significando que quando os ciclos são influenciados por perturbações externas, o sistema não volta ao seu estado original.

8. Uma previsão surpreendente do modelo de Lotka–Volterra é que uma produtividade aumentada das presas deveria aumentar o tamanho da população de predadores, mas não da população de presas. Esta previsão foi verificada em estudos experimentais.

9. O modelo S-I-R das interações patógeno–hospedeiro descreve as mudanças dos números de indivíduos suscetíveis, infectados e recuperados numa população. O modelo S-I-R descreve o curso de uma doença epidêmica única, mas se os nascimentos de indivíduos hospedeiros suscetíveis ou perda de resistência para o patógeno são adicionados, tais modelos predizem epidemias periódicas e repetidas.

10. A resposta funcional descreve a relação entre a taxa na qual um predador consome as presas e a densidade de presas. Enquanto o modelo de Lotka–Volterra, que assume uma resposta funcional tipo I, produz um ciclo estável neutro, as respostas funcionais tipo II e III podem levar à regulação estável das populações de presas em baixas densidades.

11. As respostas funcionais tipo III podem resultar de uma proporção mais alta de presas encontrando refúgios, falta de imagem de busca, ou troca pelos predadores de suas presas preferidas para uma fonte de alimento alternativo mais abundante quando das densidades baixas da presa.

12. A resposta numérica descreve a resposta da população de um predador ao aumento da densidade de presas por crescimento populacional ou imigração.

13. A estabilidade nas alterações predador–presa é promovida pela eficiência baixa do predador, pela limitação da dependência da densidade ou pelo predador ou pela presa, pela disponibilidade de recursos alternativos para o predador e com refúgios para a presa. Os ciclos populacionais estáveis na natureza aparentemente representam o equilíbrio entre estes fatores estabilizadores e desestabilizadores influenciando os retardos de tempo nas respostas populacionais.

14. Os sistemas consumidor–recurso podem ter dois pontos de equilíbrio (estados estáveis alternativos), entre os quais as populações-recurso podem mudar dependendo das condições ambientais. O ponto de equilíbrio inferior é determinado por pressão do

consumidor; o ponto de equilíbrio superior situa-se na capacidade de suporte da população-recurso. As perturbações ambientais podem mudar uma população-recurso de um para outro destes pontos de equilíbrio, resultando em surtos sucessivos seguidos de períodos durante os quais a população é controlada por seus consumidores.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Que características capacitam as espécies de predador a controlar as populações de suas presas, e por que estas características são importantes?

2. Se você desejasse determinar se as manadas de antílopes africanos afetam a comunidade de plantas sobre as quais elas pastam, que tipo de experimento você poderia conduzir?

3. Que fatores determinam a duração dos ciclos populacionais e quais determinam a magnitude da mudança no tamanho das populações?

4. Compare e confronte as causas subjacentes no retardo de tempo nas interações predador–presa e nas interações patógeno–hospedeiro.

5. Nos experimentos clássicos de C. F. Huffaker com ácaros e laranjas, que mecanismos permitiram às populações de predador e presa persistirem?

6. De acordo com o modelo de Lotka–Volterra das interações predador–presa, por que as populações de predadores e presas entram em ciclos?

7. De acordo com o modelo S-I-R de interações patógeno–hospedeiro, que efeito se poderia ter sobre a disseminação de uma doença ao imunizar muitos indivíduos (mas não todos) numa população?

8. Como a formação de uma imagem de busca e comportamento de troca de presa leva a uma resposta funcional tipo III nos predadores?

9. Como poderiam defesas aumentadas das presas e fontes de alimento alternativas para os predadores reduzirem as oscilações nos ciclos predador–presa?

10. Como poderia uma resposta funcional tipo II do predador impedi-lo de controlar uma grande população de presas, permitindo que a população de presas atingisse um equilíbrio imposto pelo recurso?

LEITURAS SUGERIDAS

Anderson, R. M., and R. M. May. 1979. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* 280:361–367.

Bohannan, B. J. M., and R. E. Lenski. 1997. Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage. *Ecology* 78:2303–2315.

Crawley, M. J. 1997. Plant–herbivore dynamics. In M. J. Crawley (ed.), *Plant Ecology,* 2nd ed., pp. 401–474. Blackwell Scientific, Oxford.

DeBach, P., and D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies,* 2nd ed. Cambridge University Press, New York.

Dobson, A. 1995. The ecology and epidemiology of rinderpest virus in Serengeti and Ngorongoro conservation areas. In A. R. E. Sinclair and P. Arcese (eds.), *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem,* pp. 485–505. University of Chicago Press, Chicago.

Errington, P. L. 1963. The phenomenon of predation. *American Scientist* 51:180–192.

Hanski, I., et al. 2001. Small rodent dynamics and predation. *Ecology* 82:1505–1520.

Heesterbeek, J. A. P., and M. G. Roberts. 1995. Mathematical models for microparasites of wildlife. In B. T. Grenfell and A. P. Dobson (eds.), *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations,* pp. 90–122. Cambridge University Press, Cambridge.

Hörnfeldt, B. 1994. Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75:791–806.

Hörnfeldt, B., T. Hipkiss, and U. Eklund. 2005. Fading out of vole and predator cycles? *Proceedings of the Royal Society of London* B 272:2045–2049.

Jansen, V. A. A., et al. 2003. Measles outbreaks in a population with declining vaccine uptake. *Science* 301:804.

Jeschke, J. M., M. Kopp, and R. Tollrian. 2002. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72:95–112.

Jeschke, J. M., M. Kopp, and R. Tollrian. 2004. Consumer–food systems: Why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews* 79:337–349.

Korpimäki, E., et al. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience* 54(12):1071–1079.

Krebs, C. J., et al. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269:1112–1115.

Krebs, C. J., et al. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience* 51(1):25–35.

Krebs, C. J., et al. 2002. Cyclic dynamics of snowshoe hares on a small island in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 80:1442–1450.

Lips, K. R., et al. 2006. Infectious disease and global biodiversity loss: Pathogens and enigmatic amphibian extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:3165–3170.

May, R. M. 1983. Parasite infections as regulators of animal populations. *American Scientist* 71:36–45.

Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest lepidoptera. *American Scientist* 81:240–281.

O'Donoghue, M., et al. 1998. Behavioral responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos* 82:169–183.

Pech, R. P., et al. 1992. Limits to predator regulation of rabbits in Australia: Evidence from predator removal experiments. *Oecologia* 89:102–112.

Roland, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93:25–30.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 4

Máxima Produtividade Sustentável: Aplicando Conceitos de Ecologia Básica ao Manejo dos Pesqueiros

Os biólogos estão profundamente preocupados com a depleção das populações de peixes, particularmente aquelas de pesqueiros marinhos costeiros altamente produtivos que são importantes fontes de alimentos para boa parte do mundo. A crescente população humana, métodos de pesca mais eficientes e os subsídios dos governos para pesqueiros pelo mundo todo têm consistentemente aumentado a pressão sobre esses estoques de peixes, tornando-se crescentemente difícil manter um equilíbrio entre a captura e a produção. A Organização de Agricultura e Alimento das Nações Unidas (FAO, 2001, 2002) recentemente estimou que cerca de 70% dos estoques de peixes marinhos comercialmente importantes foram completamente explorados (coletados próximo do nível máximo sustentável sem margem para expansão), sobre-explorados (coletados no ou acima do nível sustentável de longo prazo) ou deplecionados (capturas estão bem abaixo dos níveis históricos no mesmo esforço de pesca). O percentual de estoques globais de peixes coletados no ou abaixo dos níveis sustentáveis máximos tem diminuído constantemente desde a década de 1970, enquanto a proporção de populações de peixes sobre-exploradas aumentou de cerca de 10% na década de 1970 para quase 30% na década de 1990.

Quando os predadores, incluindo os humanos, consomem ou de outra forma removem indivíduos de presas de uma população mais rápido do que eles podem ser substituídos por recrutamento de filhotes, a população de presas diminui. Idealmente, os consumidores não deveriam remover mais presas do que podem ser substituídas através da reprodução; quando possível, eles deveriam "manejar" a população de presas para proporcionar a taxa de substituição máxima possível. A taxa de substituição é mais alta quando as populações de presas estão nas densidades intermediárias, isto é, quando elas são grandes o bastante para produzir filhotes numa alta taxa, mas não tão grandes para se tornarem autolimitantes pela redução de seus próprios recursos a um nível baixo.

O número mais alto de indivíduos que pode ser removido ou coletado de uma população de presas sem deplecionar sua taxa de crescimento populacional é conhecido como a **produtividade máxima sustentável (MSY)**. Quando uma população de presas cresce de acordo com o modelo logístico, a MSY é atingida quando as presas atingiram metade da capacidade de suporte e a taxa de crescimento populacional está em seu máximo (veja as Figs. 11.14 e 11.15). No caso das populações de peixe e de caças exploradas por humanos, a MSY representa a produtividade ou coleta máxima num dado período que pode ser reposta pela produção de presas. A coleta da MSY é às vezes denominada de uma exploração completa porque toda produção em "excesso" é removida. Os planos de manejo para muitas populações de peixes e caças, que lutam para maximizar a coleta e ao mesmo tempo manter populações sadias, são baseados neste conceito.

Usando a equação de crescimento logística (veja Capítulo 11), podemos estimar o ponto no qual o crescimento de uma população de peixes é máximo plotando a taxa de crescimento absoluta,

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

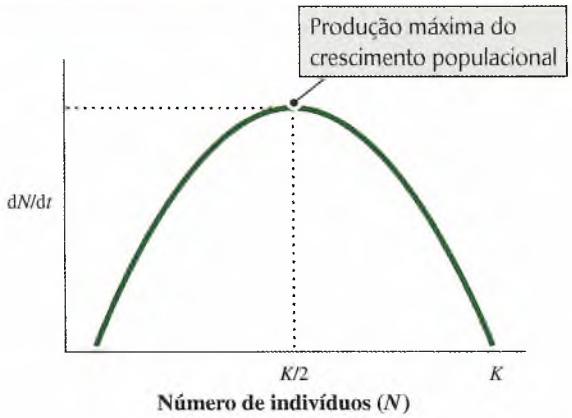


FIG. AD 4.1 A taxa de crescimento populacional em função do tamanho da população.

com o tamanho da população (N). O gráfico resultante (Fig. AD 4.1) mostra a taxa de crescimento populacional em função do tamanho da população. O crescimento populacional máximo, ou produção, ocorre no topo da curva num tamanho de população intermediário.

Podemos incorporar a coleta, ou *produção*, na equação de crescimento logística como segue:

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N\left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y$$

onde Y, a produção, é subtraída do crescimento populacional. Os gestores de pesqueiros frequentemente substituem a biomassa por número de indivíduos, em cujo caso o crescimento e a produção populacional são medidas em toneladas de peixes, o que combina as unidades nas quais as capturas são reportadas.

O ponto de equilíbrio do modelo de produção baseado na equação de crescimento logística (no qual o tamanho da população ou biomassa não muda com o tempo) ocorre quando a produção excedente (acima do nível de reposição) é igual à coleta, tal que

$$Y = r_0 N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

O modelo assume que este equilíbrio pode persistir ao longo do tempo — uma hipótese questionável para muitas populações exploradas. Contudo, o princípio econômico fundamental incorporado nesta função é a fundação para os modelos de produção mais comuns e bem estudados usados em manejos de pesqueiros. É uma ferramenta valiosa para investigar a sustentabilidade em diversas situações.

A produção está também relacionada com o esforço de pesca (por exemplo, número de horas e área de redes ou redes de arrasto), a coletabilidade do peixe alvo (quão eficientemente eles são capturados com um dado método) e o tamanho da população, tal que

$$Y = fqN$$

onde f é o esforço de pesca e q é a coletabilidade. Se substituirmos esta relação na equação de produção, podemos resolver o tamanho da população de equilíbrio (N^*):

$$N^* = K\left(1 - \frac{fq}{r_0}\right)$$

Neste ponto a produção será

$$Y = fqN^* = fqK\left(1 - \frac{fq}{r_0}\right)$$

Esta expressão mostra que a produção e o esforço de pesca têm a mesma relação parabólica mostrada na Fig. AD 4.1 para números e crescimento populacional, com MSY no topo da curva onde a produção é mais alta. Ela também mostra que a produção aumenta em relação direta com a capacidade de suporte da população de peixes e com sua taxa de crescimento exponencial intrínseca (r_0), que poderia ser pensada como eficiência com a qual ela converte seus próprios recursos em biomassa.

O bacalhau é a base de muitos pesqueiros comercialmente importantes e é uma fonte de alimento importante para muitos mamíferos marinhos. Os estoques de bacalhau em todo o mundo estão pesadamente explorados, e algumas populações sobre-exploradas têm minguado para níveis tão baixos que os pesqueiros foram fechados para proteger o estoque remanescente. O bacalhau do Pacífico (*Gadus macrocephalus*) no Golfo do Alasca é atualmente considerado completamente explorado, e este importante pesqueiro está rigorosamente regulado. As estimativas de 2005 indicaram que a população do bacalhau do Pacífico no Golfo do Alasca era aproximadamente de 140.000.000 de indivíduos (Thompson e Dorn, 2005). Usaremos aquela estimativa como uma base para calcular a produtividade máxima sustentável deste pesqueiro.

Passo 1: Complete a Tabela AD 4.1 usando a equação de produção e os valores de esforço de pesca proporcionados na coluna 1.

TABELA AD 4.1 Relações de produção e esforço para o bacalhau do Pacífico

Esforço[1]	Produção ($r_0 = 0{,}2$)	Produção ($r_0 = 0{,}3$)
0,0	0	
0,1	5.400.000	
0,2	9.600.000	
0,3		
0,4		
0,5		
0,6		
0,7		
0,8		
0,9		
1,0		

[1]N.R.T.: *Effort* (esforço) em pesca significa o conjunto de itens que somam tempo e energia empregados na pesca, como o tamanho do barco e a potência do motor.

Use uma estimativa de 0,2 para r_0 do bacalhau do Pacífico (FAO, 2001), uma coletabilidade hipotética de 0,2 (indicando 20% de vulnerabilidade para o tipo de material usado) e um valor hipotético de K de 300.000.000 de indivíduos (assumindo que a população atual está bem abaixo da capacidade de suporte).

Como exemplo, num esforço de 0,1 (linha 2 na tabela), a produção é

$$\begin{aligned} Y &= fqK(1 - fq/r_0) \\ &= (0{,}1 \times 0{,}2 \times 300.000.000) \times [1 - (0{,}1 \times 0{,}2)/0{,}2] \\ &= 5.400.000 \end{aligned}$$

- O que acontece com a produção dado que o esforço inicialmente é aumentado? Em que ponto a produção começa a cair conforme o esforço aumenta?

Passo 2: Note no gráfico a produção (eixo *y*) *versus* o esforço (eixo *x*) usando os valores nas primeiras duas linhas completadas na tabela para visualizar a relação entre estas duas variáveis.

- Seu gráfico deveria refletir uma relação parabólica entre as duas variáveis. Baseado em seus cálculos e no gráfico, qual é o esforço de pesca máxima sustentável (f_{MSY}) e a MSY para esta população de bacalhau?

O f_{MSY} pode também ser estimado usando a derivada da equação de produção feita igual a zero (quando a mudança na produção sobre a variação no esforço de pesca = 0), que é

$$f_{MSY} = \frac{r_0}{2q}$$

Você deveria ser capaz de substituir esta fórmula na equação para produção em função do esforço de pesca para calcular a produção no esforço de pesca máxima sustentável.

Passo 3: Usando a estimativa de r_0 e q para o bacalhau do Pacífico proporcionado no exemplo, calcule f_{MSY} usando a derivada da equação de produção e compare-a com o valor que você derivou da tabela e do gráfico.

Se seus cálculos estiverem corretos, os valores serão os mesmos.

Passo 4: Usando as mesmas fórmulas na Tabela AD 4.1, calcule a produção por unidade de esforço usando $r_0 = 0{,}3$ em vez de 0,2 e preencha a linha 3 da tabela.

- Compare a produção por unidades de valores de esforço obtidos usando $r_0 = 0{,}2$ e $r_0 = 0{,}3$. Como uma taxa de crescimento exponencial intrínseca maior da população de bacalhau influencia a relação entre produção e esforço e, em última instância, a MSY?

- Como poderia mudando outros parâmetros, como a coletabilidade (q) ou a capacidade de suporte (K), afetar a relação entre esforço e produção?

Embora o conceito de produtividade máxima sustentável seja baseado em princípios ecológicos bem estabelecidos, na prática ele exige um nível de precisão na quantificação da abundância populacional ou do estoque de biomassa que é frequentemente não realista. Por exemplo, embora usemos os dados de campo e os modelos de produção para estimá-la, como sabemos com certeza quando o topo da curva de produção foi atingido? A única forma de saber com certeza é encontrar o ponto de inflexão aumentando a coleta até que a produção comece a cair. Neste ponto, o recurso estará sendo sobre-explorado.

Literatura Citada

Schaefer, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission* 1:27–56.

Thompson, G. G., and M. W. Dorn. 2005. Assessment of the Pacific cod stock in the Gulf of Alaska. Chapter 2 in *Report to the U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service*. Alaska Fisheries Science Center, Seattle, Wash.

UN Food and Agriculture Organization (FAO). 2001 (online). *Report of the Second Technical Consultation on the Suitability of the CITES Criteria for Listing Commercially-Exploited Aquatic Species: A Background Analysis and Framework for Evaluating the Status of Commercially-Exploited Aquatic Species in a CITES Context.* Windhoek, Namibia, 22–25 October. FAO Fisheries Report 667. http://www.fao.org/fishery/nems/11030/en.

UN Food and Agriculture Organization (FAO). 2002. *The state of world fisheries and aquaculture.* UNFAO, Rome. http://www.fao.org/docrep/005/y7300e/y7300e00.htm.

CAPÍTULO 16

Competição

O botânico britânico A. G. Tansley (1917) proporcionou a primeira demonstração da competição entre espécies num estudo experimental. Tansley prefaciou seu relatório com a observação de que espécies de plantas proximamente aparentadas vivendo na mesma região frequentemente crescem em *habitats* diferentes ou em tipos diferentes de solo. A observação de Tansley não era nova, nem sua sugestão de que uma tal segregação ecológica poderia ser o resultado da competição por recursos, levando à exclusão de uma espécie ou da outra. Contudo, ninguém tinha testado experimentalmente esta hipótese, ou sua alternativa — isto é, de que as duas espécies tinham tais exigências ecológicas diferentes que cada uma não poderia crescer onde a outra florescia.

Tansley selecionou duas espécies do gênero *Galium*, que são pequenas plantas herbáceas e perenes. Uma espécie, *G. saxatile*, normalmente vive em solos ácidos e turfosos; a outra, *G. sylvestre*, habita os solos alcalinos de morros de calcário e pastos. Tansley plantou sementes para cada espécie, tanto separadamente quanto juntas, em áreas com solos tirados das áreas onde cada espécie crescia naturalmente. Como as sementes foram plantadas juntas num jardim comum, as únicas diferenças nas áreas eram o tipo de solo e a presença ou ausência da outra espécie (Fig. 16.1).

Como muitos outros estudos ecológicos, os experimentos de Tansley foram atrapalhados por problemas técnicos, como germinação fraca e falta de água. Seus resultados, contudo, foram bastante claros. Quando plantadas sozinhas, cada uma das espécies cresceu e se manteve em ambos os tipos de solo, embora a germinação e o crescimento fossem mais rigorosos no tipo de solo no qual as espécies crescem naturalmente. Quando as duas espécies foram cultivadas juntas em solos calcários, as plantas de *G. sylvestre* cresceram muito mais e sombrearam *G. saxatile*. O inverso ocorreu no solo turfoso e mais ácido típico do *habitat* de *G. saxatile*.

Tansley concluiu que *G. saxatile* está em desvantagem nos solos calcários, e assim é incapaz de competir eficientemente com *G. sylvestre* naquele tipo de solo. Analogamente, *G. sylvestre* não cresce tão bem na turfa e consequentemente é um competidor inferior para *G. saxatile* naquele tipo de solo. Ambas as espécies, contudo, foram capazes de se estabelecer em ambos os solos. Estes resultados sugeriram a Tansley que as espécies estão geralmente restritas aos tipos de solo mais favoráveis quando espécies competidoras estão presentes, mas poderiam estar mais amplamente distribuídas em outros tipos de solo na ausência de competição. Uma espécie que cresce fracamente num determinado solo — como no caso de

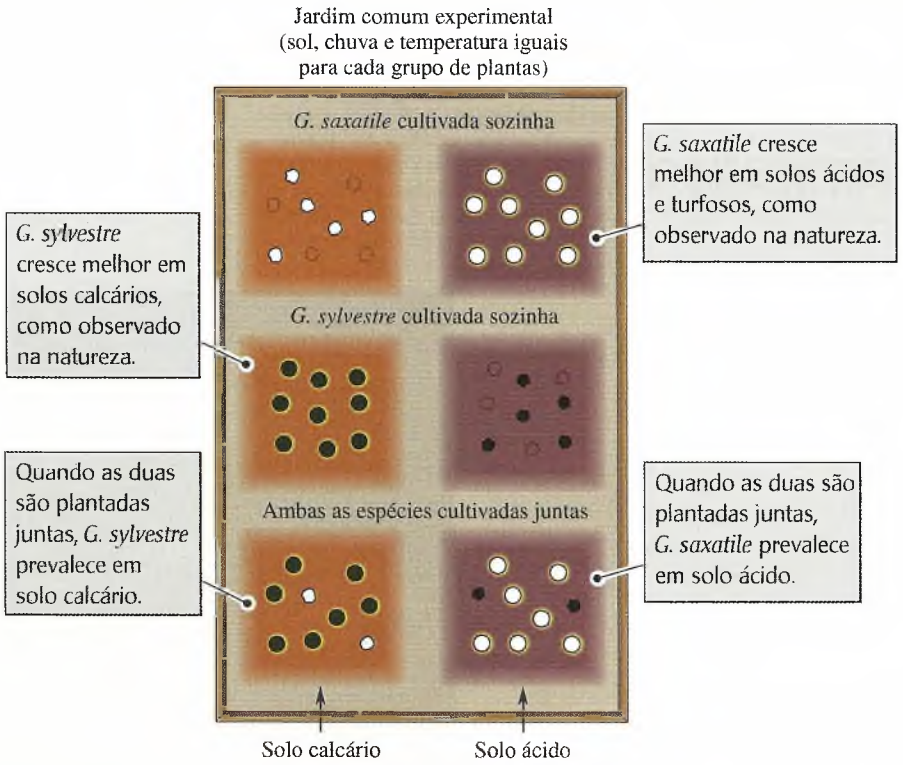


FIG. 16.1 O projeto experimental básico de Tansley é ainda usado na maioria dos estudos modernos de competição. Tansley cultivou duas espécies de *Galium*, sozinhas e juntas, em dois tipos diferentes de solos num jardim comum.

G. saxatile em solos calcários — provavelmente não sobreviveria à competição, e assim estaria ausente daquele tipo de solo em toda a sua abrangência.

Em seu curto artigo, Tansley registrou que (1) a presença ou ausência de uma espécie pode ser determinada pela competição com outra espécie; (2) as condições do ambiente afetaram o resultado da competição; e (3) a presença da atual segregação ecológica da espécie pode ser o resultado de uma competição no passado. Embora os ecólogos não tenham executado estudos de competição novamente por mais de 15 anos, a abordagem de Tansley, ou alguma modificação dela, é usada nos estudos mais modernos de competição entre espécies.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os consumidores competem por recursos
- A falha das espécies em coexistir nas culturas de laboratório levou ao princípio da exclusão competitiva
- A teoria da competição e coexistência é uma extensão dos modelos de crescimento logístico
- A competição assimétrica pode ocorrer quando diferentes fatores limitam as populações de competidores
- A produtividade do *habitat* pode influenciar a competição entre as espécies de plantas
- A competição pode ocorrer através da interferência direta
- Os consumidores podem influenciar o resultado da competição

A **competição** é qualquer uso ou defesa de um recurso por um indivíduo que reduz a disponibilidade daquele recurso para outros indivíduos. A competição é uma das formas mais importantes pelas quais as atividades dos indivíduos afetam o bem-estar de outros, pertençam eles à mesma espécie ou a espécies diferentes. A competição entre indivíduos da mesma espécie é chamada de **competição intraespecífica**, e a competição entre indivíduos de espécies diferentes é chamada de **competição interespecífica**.

Como vimos no Capítulo 14, quanto mais densa uma população, mais fortes serão os efeitos da competição entre os indivíduos. A competição intraespecífica, como as interações consumidor–recurso, regula o crescimento populacional de um modo dependente da densidade. Além do mais, quando os fatores

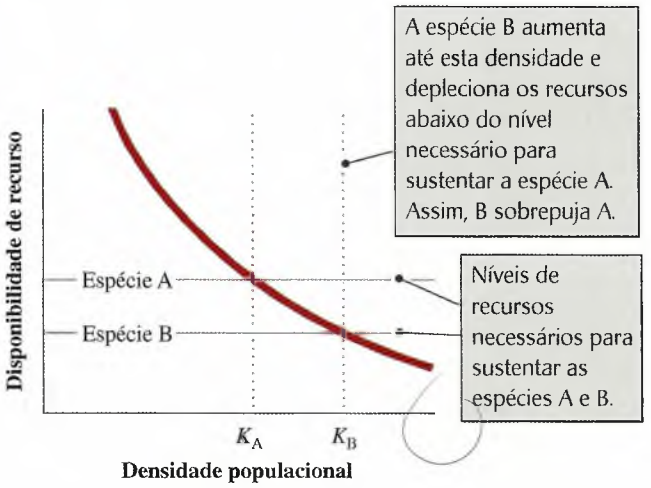


FIG. 16.2 Os competidores superiores podem persistir em níveis mais baixos de recurso. À medida que os recursos são consumidos, eles declinam para níveis que não mais sustentam o crescimento adicional da população de consumidores, e a população pode atingir um tamanho de equilíbrio (K). Se a espécie A pode continuar a crescer no nível de recurso que abrevia o crescimento da espécie B, a espécie A sobrepujará e por fim substituirá a espécie B.

genéticos influenciam a eficiência do uso do recurso, a evolução tende a aumentar a capacidade competitiva numa população.

A competição entre indivíduos de espécies diferentes pode deplecionar as populações de ambas; neste caso, cada espécie contribui para a regulação da outra população, assim como para a sua própria. Sob algumas condições, particularmente quando a competição interespecífica é intensa, a população de uma espécie pode declinar e finalmente desaparecer. Por causa deste potencial, a competição é um fator importante na determinação de quais espécies podem coexistir num *habitat*.

O resultado da competição entre espécies depende de quão eficientemente os indivíduos dentro de cada espécie exploram os recursos compartilhados. Os indivíduos em todas as populações consomem recursos. Quando os recursos são escassos em relação à demanda por eles, cada ato de consumo por um indivíduo torna um recurso menos disponível para outros, assim como para si próprio. À medida que o consumo continua, os recursos declinam para níveis que não mais sustentam um crescimento adicional da população consumidora, e esta pode atingir um estado de equilíbrio. Quando uma população pode continuar a crescer no nível do recurso que limita o crescimento de uma segunda população, a primeira acabará por substituir a segunda (Fig. 16.2). Assim, a competição e seus diversos resultados dependem da relação dos consumidores com seus recursos.

Neste capítulo, consideraremos alguns dos princípios gerais da competição entre espécies, ilustraremos os efeitos potenciais da competição examinando os resultados de experimentos de laboratório e de campo, e demonstraremos a importância da competição dos sistemas naturais.

Os consumidores competem por recursos

O ecólogo David Tilman, um professor da Universidade de Minnesota e um pesquisador líder das interações entre espécies vegetais, definiu um **recurso** como qualquer substância ou fator que é tanto consumido por um organismo quanto sustenta taxas de crescimento populacionais crescentes à medida que sua disponibilidade no ambiente aumenta. Três coisas são chaves para esta definição. Primeiro, um recurso é consumido, e sua quantidade ou disponibilidade é portanto reduzida. Segundo, um consumidor usa um recurso para sua própria manutenção e crescimento. Assim, o alimento é sempre um recurso, e a água um recurso para plantas e animais terrestres. Terceiro, quando a disponibilidade do recurso é reduzida, os processos biológicos são afetados de tal forma a reduzir o crescimento da população de consumidores.

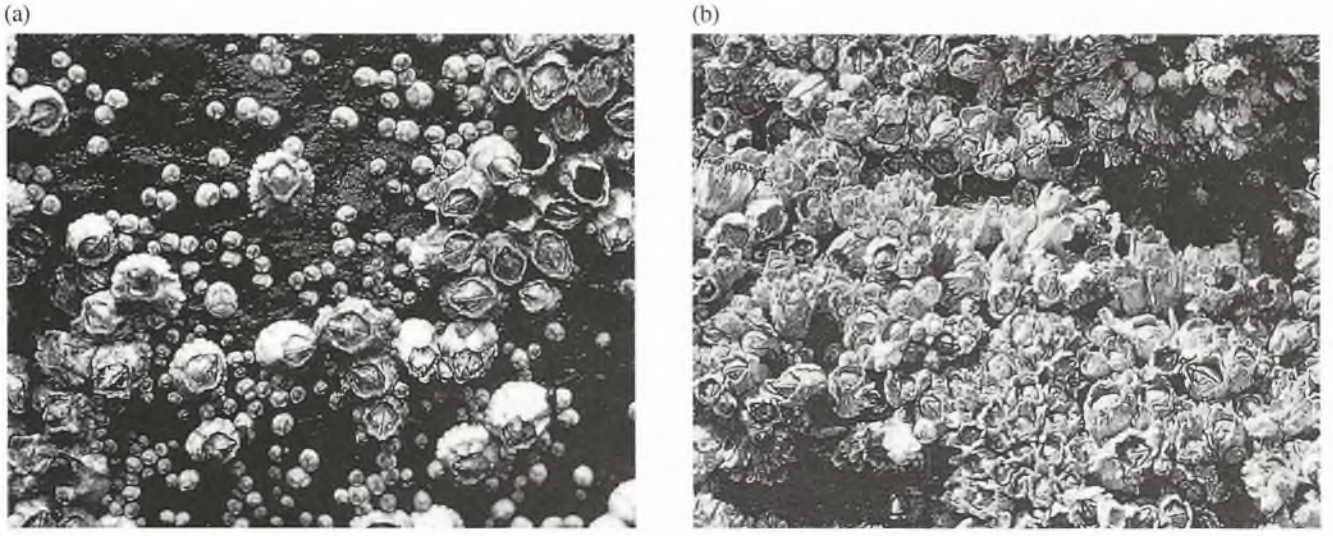


FIG. 16.3 Para os animais sésseis, o espaço é um recurso importante. (a) Quando as cracas nos costões rochosos do Maine estão vivendo acima de sua abrangência ótima na zona entremaré, sua densidade é baixa, e as larvas podem se assentar nas áreas nuas disponíveis. (b) Mais baixo na zona entremaré, as larvas podem se assentar somente sobre um indivíduo mais velho, e o adensamento impede um crescimento adicional da população. Cortesia do American Museum of Natural History.

O consumo inclui mais do que somente comer. Os animais sésseis — aqueles permanentemente anexados a um substrato — precisam de lugares disponíveis e abertos, porque para aqueles animais o espaço é um recurso. As cracas (Cirripedia) anexadas às rochas dentro da zona entremaré, por exemplo, precisam de espaço para crescer, e suas larvas exigem espaço para se assentarem e se desenvolverem em adultas (Fig. 16.3). O adensamento aumenta a mortalidade dos adultos e reduz a fecundidade, limitando o crescimento de adultos e o recrutamento de larvas. O espaço aberto promove a reprodução e o recrutamento. Assim, as cracas individuais "consomem" lugares abertos à medida que colonizam e crescem sobre eles.

Os refúgios e outros lugares seguros são um outro tipo de recurso. Cada *habitat* tem um número limitado de buracos, fendas ou fragmentos de cobertura densa, nas quais um indivíduo pode escapar da predação ou buscar refúgio do clima inclemente. À medida que alguns indivíduos ocupam os melhores lugares, outros devem se assentar em lugares menos favoráveis; consequentemente, aqueles indivíduos têm um risco mais alto de se prejudicar ou morrer.

Que tipos de fatores não são recursos? A temperatura não é um recurso. As temperaturas mais altas podem elevar as taxas de reprodução, mas os indivíduos não consomem a temperatura, e um indivíduo não muda a temperatura de um ambiente por outra. A temperatura e outros fatores físicos e biológicos não consumíveis podem limitar o crescimento das populações, naturalmente, mas eles devem ser considerados separadamente dos recursos.

A competição entre espécies proximamente aparentadas e distantemente aparentadas

Charles Darwin enfatizou que a competição deve ser mais intensa entre espécies intimamente aparentadas. Em *On the Origin of Species* ("A Origem das Espécies") ele observou, "Como as espécies do mesmo gênero têm normalmente, embora nunca invariavelmente, alguma similaridade em hábitos e constituição, e sempre em estrutura, a disputa será geralmente mais severa entre as espécies do mesmo gênero, quando elas entrarem em competição umas com as outras, do que entre espécies de gêneros distintos". Darwin raciocinou que uma estrutura semelhante indica uma função semelhante, especialmente em relação aos recursos consumidos. Este comentário inspirou Tansley a examinar a competição entre duas espécies intimamente aparentadas no mesmo gênero de plantas.

Embora o *insight* de Darwin esteja de modo geral correto, os organismos distantemente aparentados podem também usar muitos dos mesmos recursos. As cracas e os mexilhões, assim como as algas, as esponjas, os briozoários, os tunicados e outros, ocupam espaço na zona entremaré e ativamente competem um com o outro pela apropriação e domínio do espaço. Tanto os peixes quanto as aves aquáticas predam sobre os invertebrados aquáticos. O *krill* antártico (*Euphausia superba*), um crustáceo semelhante ao camarão que abunda as águas subantárticas (Fig. 16.4), alimenta virtualmente todos os tipos de grandes animais marinhos, incluindo peixes, lulas, aves mergulhadoras, focas e baleias. As populações de focas e pinguins no Oceano do Sul recentemente aumentaram, aparentemente porque a exploração comercial dizimou as populações de um grande grupo competidor, as baleias. Nos *habitats* terrestres, as aranhas, besouros-de-solo, salamandras e aves consomem invertebrados que vivem na serapilheira da floresta. Nos ecossistemas de deserto, as aves e os lagartos comem muitas das mesmas espécies de insetos, e as formigas, roedores e aves consomem as sementes de muitas das mesmas plantas. Estes exemplos ilustram o forte potencial para competição entre organismos de parentesco distante e nos lembram uma vez mais quão extensa e complexa é a teia das interações entre as espécies numa comunidade biológica.

FIG. 16.4 Fontes de alimento comuns fazem organismos distantemente aparentados competir. No Oceano do Sul, o *krill* (*Euphausia superba*) supre alimento para uma ampla gama de espécies animais marinhas. Cortesia de Dr. Uwe Kils.

Recursos renováveis e não renováveis

Os recursos podem ser classificados de acordo com o fato de eles poderem ser regenerados ou não. Os **recursos não renováveis**, tais como o espaço, não são regenerados. Uma vez ocupado, o espaço se torna indisponível; ele é "reposto" somente quando o consumidor o abandona. Por outro lado, os **recursos renováveis** são constantemente regenerados, ou renovados. Os nascimentos numa população de presas continuamente suprem itens de alimentos para os predadores, assim como a contínua decomposição de detritos orgânicos no solo proporciona um suprimento fresco de nitrato para as raízes das plantas.

Como os competidores consomem recursos compartilhados, as interações entre os consumidores e seus recursos influenciam as relações de competição. Isto é especialmente evidente quando consideramos as relações consumidor–recurso no contexto mais amplo de todo o sistema ecológico, incluindo as respostas evolutivas entre suas espécies constituintes. Por exemplo, alguns recursos renováveis se originam fora do sistema, além da influência dos consumidores. A luz do Sol atinge a superfície da Terra, a despeito de as plantas a "consumirem", e a precipitação local é amplamente independente da assimilação de água pelas plantas. Assim, os consumidores reduzem a disponibilidade imediata de tais recursos para outros, mas não seu suprimento. Mais ainda, tais recursos não respondem de qualquer forma ao consumo.

Um segundo tipo de recurso renovável é gerado dentro do sistema ecológico. Os consumidores diretamente deplecionam a abundância destes recursos. A maioria das interações preda-

dor–presa, herbívoro–planta e parasita–hospedeiro envolve os recursos renováveis, porque o suprimento de presas, plantas e hospedeiros é constantemente regenerado. Contudo, ao reduzir as populações e seus recursos, os consumidores potencialmente reduzem a taxa de renovação de seu próprio suprimento alimentar.

Alguns recursos renováveis regenerados dentro do ecossistema estão conectados somente indiretamente a seus consumidores, seja através de outras conexões numa cadeia alimentar ou de processos abióticos. No ciclo do nitrogênio de uma floresta, por exemplo, as plantas assimilam nitratos de solo. Os herbívoros e os detritívoros consomem plantas ou restos de plantas, devolvendo grandes quantidades de compostos nitrogenados orgânicos para o solo. Estes compostos nitrogenados são ainda mais decompostos por micro-organismos que liberam o nitrogênio como nitrato, uma forma que as plantas podem utilizar. A assimilação do nitrato pelas plantas, contudo, tem pouco efeito direto sobre sua renovação pelos detritívoros e micro-organismos. Analogamente, o consumo de detritos pelos detritívoros não influencia de imediato a produção das plantas. Claramente, contudo, os detritívoros e os micro-organismos de fato influenciam a produção das plantas indiretamente através da taxa na qual eles liberam nitrogênio no solo.

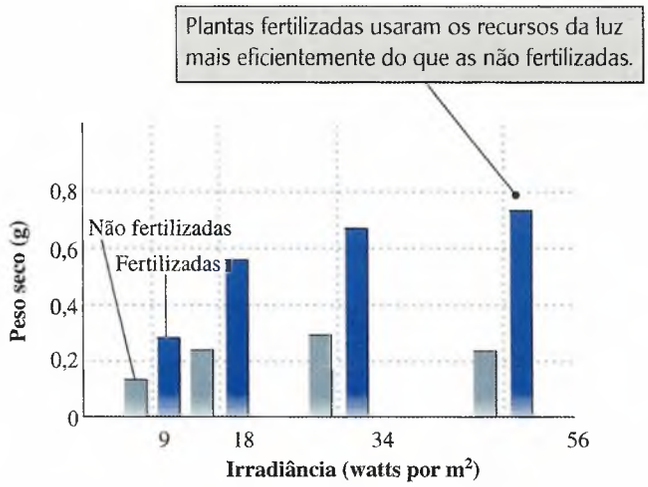


FIG. 16.5 Os recursos normalmente agem juntos para influenciar o crescimento. Peace e Grubb demonstraram a influência conjunta dos níveis de luz e nutrientes de fertilizantes sobre o crescimento de *Impatiens*. Segundo W. J. H. Peace e P. J. Grubb, *New Phytol.* 90:127–150 (1982).

Recursos limitantes

Ao diminuir seus recursos, os consumidores limitam seu próprio crescimento populacional. À medida que a população cresce, sua demanda global por recursos cresce também. Quando suas exigências aumentam ao ponto de os suprimentos decrescentes de um recurso não poderem mais preencher suas necessidades, o tamanho da população se estabiliza, ou mesmo começa a diminuir. Contudo, enquanto os consumidores reduzem tanto os recursos renováveis quanto os não renováveis, nem todos os recursos limitam as populações de consumidores. Todos os animais terrestres demandam oxigênio, por exemplo, mas eles não deplecionam perceptivelmente seu nível na atmosfera antes que algum outro recurso, como suprimento de comida, limite seu crescimento populacional.

Já houve tempo em que os ecólogos acreditavam que as populações eram limitadas pelo único recurso que era mais escasso relativo à demanda. Este princípio foi chamado de **lei do mínimo de Liebig**, em homenagem a Justus von Liebig, um químico alemão que articulou a ideia em 1840. De acordo com esta lei, cada população cresce até que o suprimento de algum recurso — o **recurso limitante** — não mais satisfaça às necessidades da população por ele.

O suprimento de um recurso necessário para sustentar o crescimento de uma população sobre um dado conjunto de condições é único para cada recurso. Por exemplo, David Tilman descobriu que quando a diatomácea *Cyclotella meneghiniana* é cultivada com suprimentos limitados de silicato e fosfato numa cultura de laboratório, o crescimento populacional cessa quando os níveis de fosfato são reduzidos a 0,2 milimolar (mM) ou os níveis de silicato são reduzidos a 0,6 mM. De acordo com a lei de Liebig do mínimo, qualquer destes recursos que for reduzido a este valor limitante regula em primeira instância o crescimento da população de *Cyclotella*.

A lei de Liebig se aplica estritamente apenas aos recursos que têm uma influência independente na população de consumidores. Em muitos casos, contudo, dois ou mais recursos interagem para determinar a taxa de crescimento da população de um consumidor, isto é, a taxa de crescimento de uma população num determinado nível de um recurso depende do nível de um ou mais

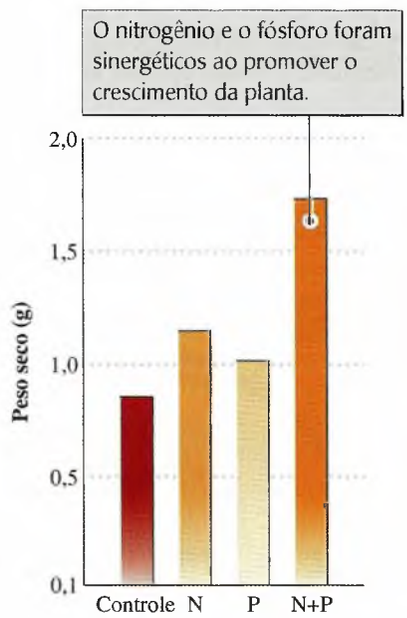


FIG. 16.6 O nitrogênio e o fósforo interagem sinergicamente para promover o crescimento da planta. Peace e Grubb demonstraram a influência conjunta do nitrogênio (N) e do fósforo (P) como fertilizantes no crescimento de *Impatiens*. Segundo W. J. H. Peace e P. J. Grubb, *New Phytol.* 90:127–150 (1982).

outros recursos. Quando dois recursos juntos intensificam o crescimento da população de um consumidor mais do que a soma de ambos individualmente, diz-se que os recursos são *sinergéticos* (da raiz grega *syn*, "junto", e *ergon*, "trabalho").

O princípio do sinergismo pode ser ilustrado com um estudo pelos ecólogos britânicos W. J. H. Peace e P. J. Grubb da pequena planta herbácea *Impatiens parviflora*, que é comum em bosques da Inglaterra. Num experimento, Peace e Grubb plantaram sementes de *Impatiens* em solos fertilizados (com nitrato e fos-

fato) e não fertilizados (controle), e então expuseram as plântulas resultantes a diferentes níveis de iluminação por 5 semanas após a germinação da semente. Uma luz adicionada aumentou o crescimento das plantas fertilizadas mais do que as do controle (Fig. 16.5). Assim, a capacidade de *Impatiens* em usar a luz depende da disponibilidade de outros recursos. O crescimento da planta exige tanto o carbono assimilado pela fotossíntese, como fonte de energia e para carboidratos estruturais, quanto nitrogênio e fósforo, que são necessários para a síntese de proteínas, fosfolipídios e ácidos nucleicos. Nas intensidades de luz mais altas usadas no experimento, o nitrogênio e o fósforo também mostraram que interagem sinergicamente para aumentar o crescimento da planta (Fig. 16.6).

A falha das espécies em coexistir nas culturas de laboratório levou ao princípio da exclusão competitiva

Muitos dos estudos iniciais da dinâmica populacional foram projetados para determinar os efeitos de uma espécie sobre o crescimento da população de outra. Nestes experimentos, duas espécies foram primeiro cultivadas separadamente, sob condições e níveis de recursos controlados, para determinar suas capacidades de suporte na ausência de competição interespecífica. As duas espécies foram então cultivadas juntas sob as mesmas condições para determinar o efeito de cada uma sobre a outra. A diferença entre o crescimento populacional de uma espécie na presença e na ausência de outra foi tirado como uma medida da intensidade da competição entre elas.

Os experimentos desse tipo sobre os protistas feitos pelo biólogo russo G. F. Gause, que também conduziu estudos iniciais sobre a predação (veja o Capítulo 15), estão entre os primeiros e mais influentes sobre os trabalhos subsequentes em biologia populacional. Quando Gause cultivou *Paramecium aurelia* e *P. caudatum* separadamente no mesmo tipo de meio nutritivo, ambas as populações cresceram rapidamente até os limites impostos por seu suprimento de alimento (um tipo particular de bactéria que cresce em meio de cultura). Quando as duas espécies foram criadas juntas, contudo, somente *P. aurelia* persistiu (Fig. 16.7). Os experimentos semelhantes com moscas-da-fruta, ratos, besouros-da-farinha e plantas anuais tipicamente produziram o mesmo resultado: uma espécie persistiu e a outra desapareceu, normalmente após 30 a 70 gerações.

Os resultados acumulados de experimentos de laboratório sobre competição acabaram por fim resumidos no **princípio da exclusão competitiva**, que estabelece que duas espécies não podem coexistir indefinidamente quando o mesmo recurso limita ambas as espécies. As espécies semelhantes, de fato, geralmente, coexistem na natureza. Mas, como veremos em capítulos posteriores, as observações frequentemente revelam diferenças sutis entre elas em relação às preferências de habitat ou dieta. Estas observações nos fazem perguntar quanta diferença nas demandas de recursos é suficiente para permitir a coexistência. Embora esta questão seja muito difícil de responder, os modelos teóricos de competição sugerem algumas das condições gerais sobre as quais as espécies podem coexistir.

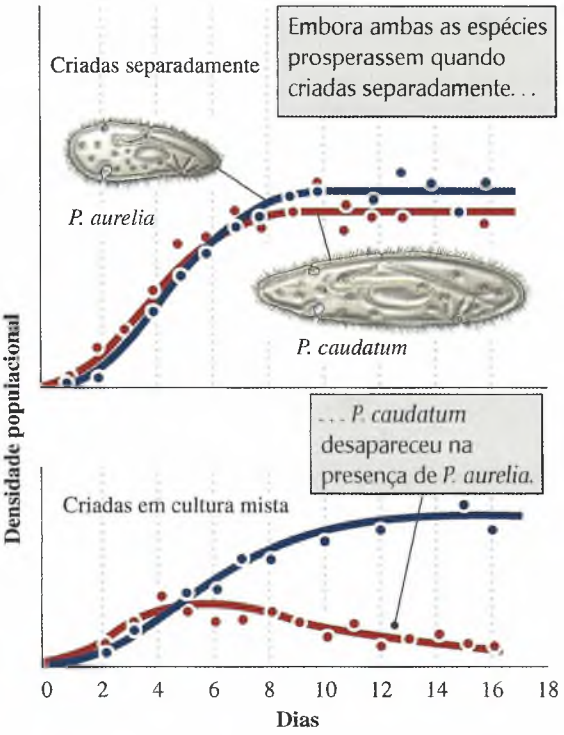


FIG. 16.7 O marco dos experimentos de Gause sobre a coexistência de espécies em culturas de laboratório levou ao princípio da exclusão competitiva. Em tal tipo de experimento, duas espécies de *Paramecium* foram criadas em culturas separadas e juntas sob as mesmas condições. As escalas verticais dos grupos são as mesmas. Segundo G. F. Gause, *The Struggle for Existence*, Williams & Wilkins, Baltimore (1934).

A teoria da competição e coexistência é uma extensão dos modelos de crescimento logístico

A maioria das teorias de competição surgem dos modelos matemáticos desenvolvidos por A. J. Lotka, V. Volterra e G. F. Gause, que usaram a equação logística para crescimento populacional como seu ponto de partida. Muito da moderna biologia populacional tem sido erigido sobre as fundações proporcionadas por estes modelos. Embora sejam agora considerados muito simplistas, eles ainda proporcionam *insights* úteis para o resultado das interações competitivas e para as condições sobre as quais as espécies podem coexistir.

De acordo com a equação logística (veja o Capítulo 11), a taxa exponencial de aumento de uma população de tamanho N (r, ou, equivalentemente, $1/N\ dN/dt$) é expressada por:

$$\frac{1}{N}\frac{dN}{dt} = \frac{r_0}{K}(K - N)$$

onde r_0 é a taxa exponencial de aumento quando o tamanho da população está próximo de zero — isto é, na ausência de competição específica — e K é o número de indivíduos que o ambiente pode sustentar (a capacidade de suporte). Nesta equação, a competição intraespecífica aparece como o termo $(K - N)$; à medida que N se aproxima de K (isto é, à medida que o tamanho populacional se aproxima da capacidade de suporte), $K - N$ se aproxima de 0, e assim a taxa de crescimento também se aproxima de zero. Como vimos antes, um equilíbrio estável é atingido quando $N = K$ e o tamanho da população atingiu a capacidade de suporte (Fig. 16.8).

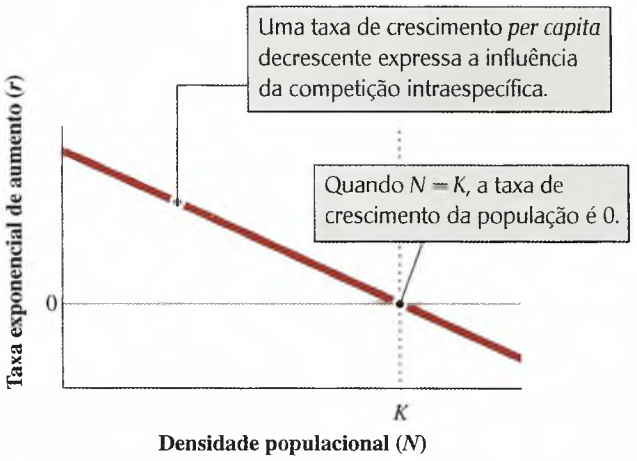


FIG. 16.8 A taxa exponencial de aumento de uma população que cresce logisticamente é uma função de sua densidade. Mesmo quando a competição intraespecífica depleciona r, a população continua a aumentar até que seu tamanho (N) seja igual à capacidade de suporte (K).

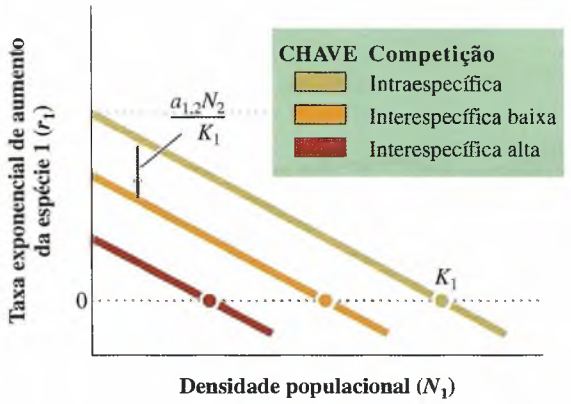


FIG. 16.9 A competição interespecífica reduz o nível de equilíbrio de uma população abaixo de sua capacidade de suporte. A taxa exponencial de aumento da espécie 1 em função de sua densidade populacional (N_1) é mostrada sob uma competição puramente intraespecífica e sob níveis baixos e altos de competição interespecífica.

Ao modelar a interação entre duas espécies cujas populações crescem logisticamente, distinguimos cada uma das populações usando o subscrito 1 para a espécie 1 e o subscrito 2 para a espécie 2. Agora podemos incluir o efeito da competição da espécie 2 sobre o crescimento populacional da espécie 1 subtraindo o termo $a_{1,2}N_2$ da equação entre parênteses. Assim,

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1}{K_1}(K_1 - N_1 - a_{1,2}N_2)$$

onde r_1 é a taxa exponencial de aumento da espécie 1 quando o tamanho de sua população está próximo de 0, N_2 é o número de indivíduos da espécie 2 e $a_{1,2}$ é o coeficiente de competição — isto é, o efeito de um indivíduo da espécie 2 sobre a taxa exponencial de aumento da espécie 1. Você pode pensar no coeficiente de competição $a_{1,2}$ como o grau no qual cada indivíduo da espécie 2 usa os recursos da espécie 1 em relação a um indivíduo da espécie 1. Assim, $a_{1,2}N_2$ representa o efeito da população 2 sobre a taxa de crescimento da população 1 (Fig. 16.9).

Como cada espécie competindo exerce um efeito sobre a outra, a relação mútua entre elas exige duas equações. Uma, apresentada acima, incorpora o efeito da espécie 2 sobre a espécie 1. A segunda equação incorpora o efeito da espécie 1 sobre a espécie 2 e é semelhante à primeira, mas com os subscritos 1 e 2 revertidos.

Se duas espécies devem coexistir, as populações de ambas devem atingir um estado de equilíbrio com um tamanho maior do que zero. Isto é, tanto dN_1/N_1dt e dN_2/N_2dt devem igualar-se a zero em alguma combinação de valores positivos de N_1 e N_2. Da equação anterior, vimos que $dN_1/N_1dt = 0$ quando

$$\hat{N}_1 = K_1 - a_{1,2}N_2$$

e $dN_2/N_2dt = 0$ quando

$$\hat{N}_2 = K_2 - a_{2,1}N_1$$

O pequeno chapéu (^) sobre os Ns indica que eles são valores de equilíbrio. Na ausência de competição interespecífica ($a_{1,2} = 0$), o tamanho da população de equilíbrio $\hat{N}_1$ é igual a K_1, uma medida dos recursos disponíveis para a espécie 1. A competição interespecífica reduz a capacidade de suporte efetiva do ambiente para a espécie 1 pela quantidade $a_{1,2}\hat{N}_2$. Assim, a capacidade de suporte para a espécie 1 é reduzida proporcionalmente ao tamanho da população e do coeficiente de competição da espécie 2 (veja a Fig. 16.9).

Em geral, estas equações nos dizem que a coexistência é mais provável ($\hat{N}_1$ e $\hat{N}_2 > 0$) quando a competição interespecífica é relativamente fraca comparada com a competição intraespecífica — isto é, quando os coeficientes de competição $a_{1,2}$ e $a_{2,1}$ são menores do que 1. Em outras palavras, para coexistir, as espécies devem se limitar mais do que elas limitam uma à outra. Qualquer número de espécies pode coexistir enquanto este critério for atendido para todos os pares delas. Os coeficientes de competição provavelmente são menores do que 1 quando os competidores são especializados para usar diferentes recursos de forma mais eficiente. Note que o resultado da competição não depende das taxas de crescimento exponencial das populações quando elas são pequenas.

MAIS NA REDE *Vá para Gráficos Interativos.* Use o tutorial interativo sobre competição para entender melhor a dinâmica entre as espécies.

A coexistência sobre múltiplos recursos

Nos experimentos de Gause sobre a competição com *Paramecium*, duas espécies foram forçadas a usar um recurso limitante (um certo tipo de alimento). Quando duas espécies competem por *dois* recursos limitantes necessários em diferentes quantidades para cada espécie, certas combinações de abundância de recurso possibilitam que as duas espécies coexistam. David Tilman foi quem primeiro demonstrou este princípio numa série de experimentos elegantes sobre competição entre duas espécies de diatomáceas do gênero *Cyclotella* e *Asterionella*. Ambas as espécies demandam silício, para produzir suas conchas externas vítreas, e fósforo, para sintetizar os fosfolipídios da membrana, DNA e outras moléculas, mas suas demandas relativas por estes recursos diferem. Os experimentos iniciais demonstraram que o crescimento populacional de *Cyclotella* foi igualmente limitado

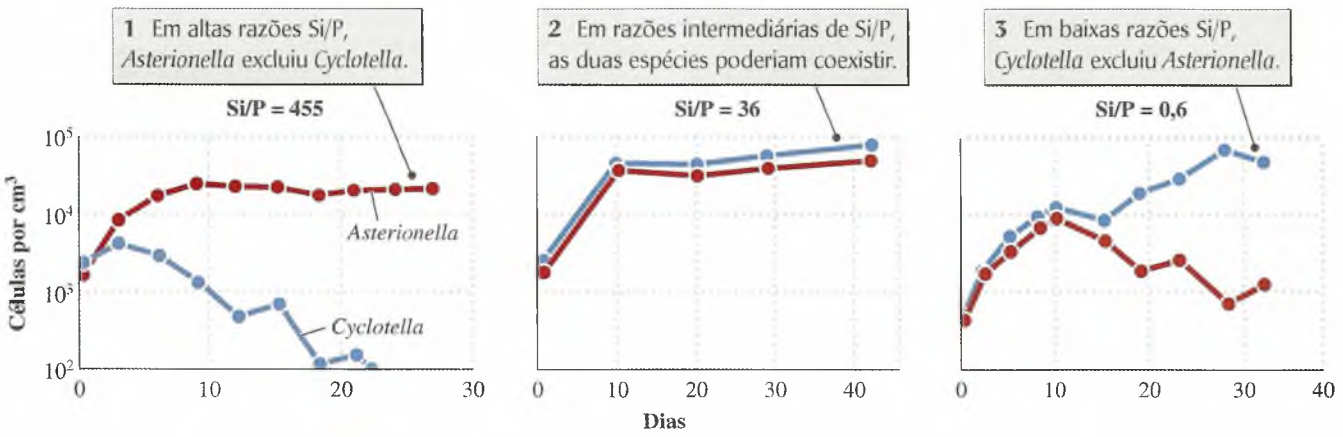


FIG. 16.10 Os experimentos de Tilman com as diatomáceas mostraram que as duas espécies poderiam existir se fossem limitadas por recursos diferentes. Em culturas contendo razões intermediárias de silício para fósforo (Si/P = 36), a *Cyclotella* é limitada pela concentração de fosfato e *Asterionella* pela concentração de silicato. Segundo D. Tilman, *Ecology* 58:338–348 (1977).

pelo silício (Si) e pelo fósforo (P) quando os dois nutrientes ocorreram numa taxa de cerca de Si/P = 6. A *Asterionella*, que tem uma concha de silicato muito mais extensa em relação ao seu tamanho celular, foi igualmente limitada por ambos os nutrientes numa taxa de Si/P = 90. Em razões nutricionais abaixo destes níveis, cada uma das espécies é limitada pelo silício; acima destas razões, elas são limitadas pelo fósforo (Fig. 16.10).

Embora ambas as espécies possam crescer em culturas de uma espécie por todo o intervalo de razões de Si/P que Tilman usou, a *Cyclotella* usa o silício mais eficientemente e é capaz de aumentar seus números em suprimentos mais baixos de silicato. Por outro lado, a *Asterionella* utiliza o fósforo mais eficientemente e pode crescer em suprimentos mais baixos de fosfato. Entre as razões Si/P de 6 e 90, o crescimento populacional de *Cyclotella* é limitado pelo fósforo e o da *Asterionella* pelo silício. Tilman previu que as duas espécies deveriam ser capazes de coexistir em cultura dentro de seu intervalo intermediário de razões Si/P porque cada uma das espécies seria limitada por um recurso diferente. Quando criou as espécies juntas em culturas de quimiostato, com um suprimento contínuo de meio fresco, ele descobriu que as duas espécies persistiram entre as razões Si/P de 6 e 90 a despeito da taxa de suprimento de nutrientes. Em razões Si/P acima de 90, a *Asterionella* excluiu *Cyclotella*, e em razões Si/P abaixo de 6, *Cyclotella* excluiu *Asterionella*.

A competição assimétrica pode ocorrer quando diferentes fatores limitam as populações de competidores

Em muitos casos de competição, a relação entre os competidores é assimétrica, no sentido de que cada uma tem uma vantagem com relação a diferentes fatores no ambiente. Por exemplo, uma espécie poderia explorar recursos mais eficientemente, enquanto a outra ser melhor em tolerar condições estressantes ou evitar consumidores. Em muitos destes casos de **competição assimétrica**, os competidores coexistem localmente em diferentes *micro-habitats*. O estudo seguinte mostra como duas espécies de cracas podem persistir na zona rochosa entremarés, porque cada uma é melhor em fazer uma coisa diferente.

As cracas são invertebrados sésseis que podem formar populações densas e contínuas nos costões rochosos. As cracas se alimentam de plâncton, que elas filtram da água que passa por elas. O alimento não é um recurso limitante para elas porque sua alimentação não pode substancialmente reduzir o vasto número de plâncton nas águas costeiras. Em vez disso, as populações de cracas em muitas áreas são limitadas pelo espaço para assentamento e crescimento (veja a Fig. 16.3).

Joseph Connell, um biólogo da Universidade da Califórnia em Santa Bárbara, executou uma série de experimentos clássicos sobre as duas espécies de cracas dentro da zona entremaré do costão rochoso da Escócia. Os adultos de *Chthamalus stellatus* normalmente ocorrem mais alto na zona entremaré do que os de *Balanus balanoides*, a mais nórdica das duas espécies. Embora as distribuições verticais de larvas recentemente assentadas das duas espécies se sobreponham amplamente na zona entremaré, a linha entre as distribuições verticais de adultos está claramente traçada (Fig. 16.11).

Connell demonstrou que os adultos *Chthamalus* são restringidos às regiões superiores da zona entremaré acima de *Balanus* não por causa de limite de tolerância fisiológica, mas por causa da competição interespecífica. Quando Connell removeu *Balanus* das superfícies rochosas, *Chthamalus* prosperou nas regiões inferiores da zona entremaré onde normalmente não ocorre. As duas espécies de cracas competem diretamente pelo espaço. *Balanus* tem conchas mais pesadas e cresce mais rapidamente do que *Chthamalus*; à medida que os indivíduos se expandem, as bordas das conchas de *Balanus* penetram por baixo de *Chthamalus* e literalmente as arrancam da rocha! *Chthamalus* pode viver na parte superior da zona entremaré porque é mais resistente à dessecação do que *Balanus*; mesmo quando as superfícies na zona entremaré superior são mantidas livres de *Chthamalus*, *Balanus* não invade.

Em cada região da zona entremaré, uma das espécies de craca estudadas por Connell é um competidor superior. Tal assimetria na competição levando a uma exclusão competitiva local reflete um desequilíbrio nas relações ecológicas entre as duas espécies. O competidor superior por recursos é quase sempre mais fortemente limitado por algum fator, como o estresse ambiental ou os predadores. Neste caso, *Balanus*, o competidor superior por espaço, está limitado por sua baixa resistência à dessecação. Cada uma das duas espécies de cracas fez uma es-

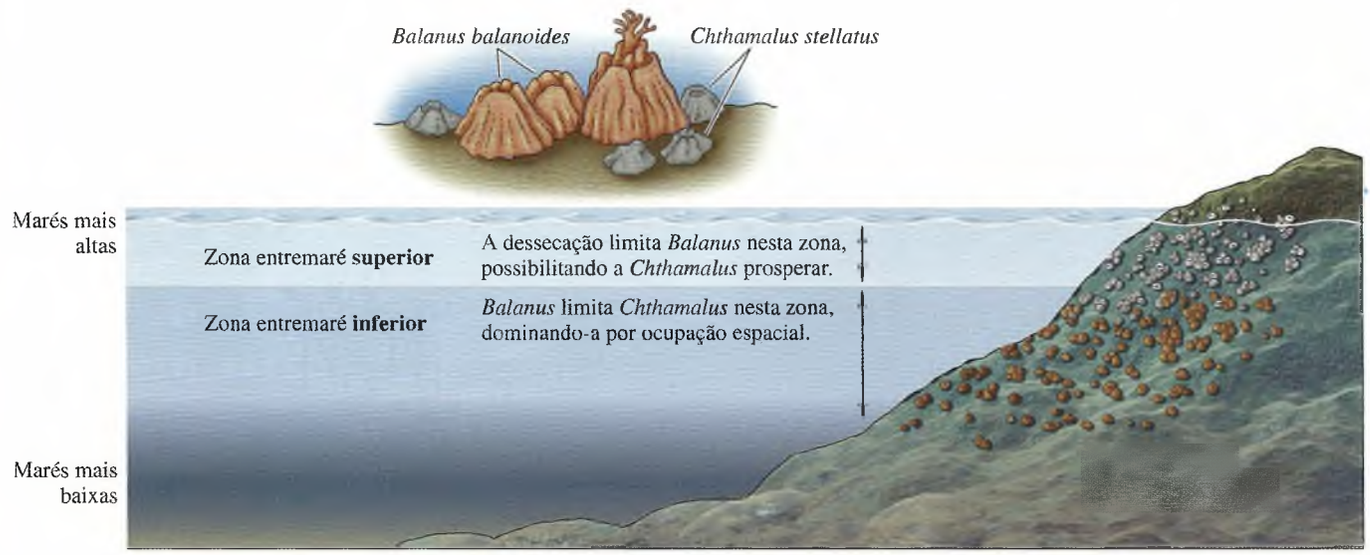


FIG. 16.11 As duas espécies de cracas apresentam competição assimétrica. As distribuições verticais das espécies de cracas *Balanus balanoides* e *Chthamalus stellatus* na zona entremaré diferem porque *Balanus* é um competidor superior por espaço, mas não pode suportar o estresse da dessecação tão bem quanto *Chthamalus*. Segundo J. H. Connell, *Ecology* 42:720–723 (1961) e *Ecol. Monogr.* 31:61–104 (1961).

colha diferente entre a tolerância ao estresse e a capacidade competitiva.

Os resultados de experimentos de campo sobre as espécies que coexistem na natureza sugerem que a competição assimétrica é comum. Estes experimentos são geralmente conduzidos com indivíduos de cada espécie que crescem na presença e na ausência do outro. A competição interespecífica é avaliada por diferenças no crescimento dos indivíduos, no sucesso reprodutivo, na densidade populacional ou em outras medidas relacionadas com o crescimento populacional. De acordo com um levantamento de interações entre 98 pares de espécies, nenhuma das espécies foi afetada negativamente pela outra em 44 dos casos (sem competição), ambas as espécies foram afetadas em graus semelhantes em 21 casos (competição recíproca) e somente uma espécie foi afetada em 33 das interações (competição assimétrica). A grande proporção de casos na última categoria indica que a competição assimétrica é mais comum do que a recíproca e que as espécies normalmente coexistem na natureza porque são limitadas por diferentes fatores.

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS *A Assimetria na Competição.* Use os dados para cracas e algas para explorar os efeitos das condições ambientais do resultado da competição entre as duas espécies. Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

A produtividade do *habitat* pode influenciar a competição entre as espécies de plantas

As plantas podem competir tanto por água quanto por nutrientes no solo e luz do Sol acima do solo; todos estes fatores aumentam a produtividade da vegetação. Diversos ecólogos sugeriram que o resultado da competição entre plantas depende dos níveis de nutrientes nos solos, porque os níveis de nutrientes controlam o crescimento dos brotos das plantas e sua capacidade em sombrear os competidores. De acordo com uma hipótese, proposta pelos ecólogos de plantas P. J. Grubb e David Tilman, as plantas competem mais intensamente quando os nutrientes minerais são menos abundantes no solo. Altos níveis de nutrientes têm menos probabilidade de limitar as populações de plantas, e portanto a competição interespecífica deve ser mais fraca. O ponto de vista oposto, defendido por J. P. Grime e Paul Keddy, sugere que a competição é *menos* intensa quando a água e os nutrientes minerais são menos abundantes. A razão, de acordo com Grime e Keddy, é que a competição por luz é mais importante do que a competição por nutrientes no solo. A ausência de água e nutrientes deveria limitar as populações até o ponto em que cada planta estivesse suficientemente distante das outras e não competisse por luz. A diferença entre as hipóteses de Grubb–Tilman e Grime–Keddy jaz na relativa importância colocada sobre a competição por recursos abaixo do solo e acima do solo — isto é, por nutrientes e luz, respectivamente.

Estas duas hipóteses podem ser testadas por experimentos de competição em ambientes de alta e baixa produtividade, mas os resultados normalmente dependem da espécie usada e do projeto do experimento. Por exemplo, um estudo experimental, conduzido por S. D. Wilson e David Tilman num *habitat* de pradaria mésico em Minnesota com três espécies de gramíneas de pradaria, encontrou pouca correlação entre os níveis de nutrientes e competição. Os pesquisadores estabeleceram áreas de produtividade baixa, média e alta, adicionando como fertilizador o nitrato de amônia ao solo. A biomassa acima do solo variou de duas a três vezes entre as áreas, mas a intensidade de competição não variou significativamente entre as áreas. Wilson e Tilman sugeriram que as plantas competiram abaixo do solo principalmente por nutrientes em áreas de poucos nutrientes e acima do solo principalmente por luz em áreas ricas em nutrientes, resultando em uma intensa competição em todos os níveis de nutrientes.

Em outro estudo, Nancy Emery e seus colaboradores Patrick Ewanchuk e Mark Bertness manipularam os níveis de nutrientes ao longo de um gradiente de salinidade e saturação de solo (ambas condições estressantes para plantas terrestres) num alagado salobro em Rhode Island. As espécies de plantas estavam forte-

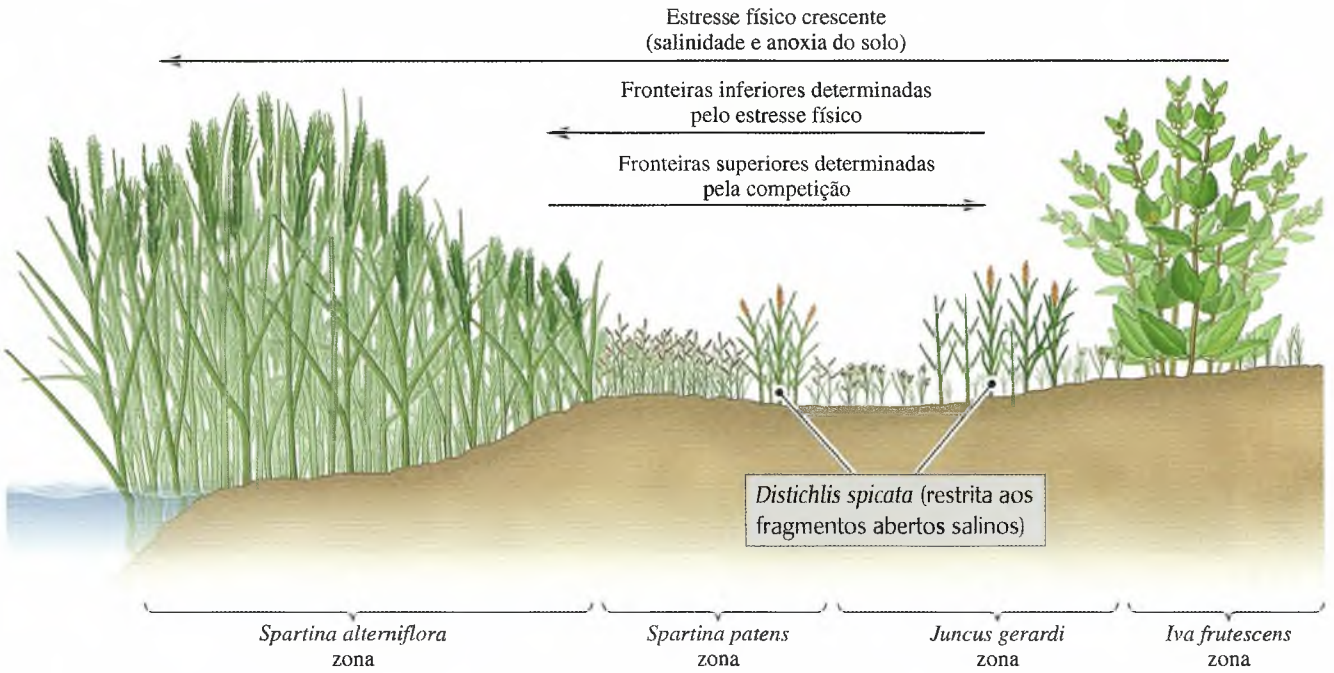


FIG. 16.12 O zoneamento das plantas de alagados salgados equilibra a eficiência de uso de nutrientes do solo com a tolerância ao estresse. As plantas do alagado salgado de Rhode Island particionam o *habitat* entre as regiões inferiores de zona entremaré, onde as concentrações altas de sal e os solos alagados e anóxicos resultam em condições estressantes, e as regiões superiores, com solos bem drenados e livres de sal. Segundo N. C. Emery et al., *Ecology* 82:2471–2485 (2001).

mente zoneadas de acordo com sua tolerância ao estresse (Fig. 16.12). Quando os investigadores adicionaram fertilizante às áreas não manipuladas nas fronteiras dessas zonas, o resultado da competição foi revertido: as espécies mais tolerantes ao estresse foram liberadas da limitação de nutrientes e sobrepujaram a outra espécie por ocupação (Fig. 16.13). Experimentos adicionais envolvendo uma combinação de adição de nutrientes e corte de plantas acima do solo indicaram que a competição ocorreu principalmente abaixo da superfície do solo, sob condições de baixos nutrientes, e acima do solo em áreas fertilizadas, como Tilman e seus colegas de Minnesota questionaram para o sistema de pradaria. Na área de alagado, Emery e seus colaboradores sugeriram que as plantas trocaram a capacidade competitiva abaixo do solo pela capacidade de tolerar condições estressantes salinas e anóxicas nos níveis mais baixos do ambiente de alagado salgado.

Esta comunidade de plantas de alagado proporciona um outro exemplo de competição assimétrica. Como no exemplo anterior das cracas na zona entremaré, o competidor superior é limitado por sua tolerância menor ao estresse. A *Juncus gerardi,* por exemplo, exclui *Spartina patens* da parte superior menos estressante da zona entremaré, mas não pode suportar a salinidade e a anoxia dos solos mais baixos.

O que temos que fazer com esses estudos? A competição parece ser onipresente, mas como ela é manifestada depende muito das características das espécies interagindo e de seus *habitats*.

A competição pode ocorrer através de interferência direta

Em diversos exemplos que vimos até agora, os indivíduos competem indiretamente através de seus efeitos mútuos sobre os recursos compartilhados. Este tipo de competição é chamado de

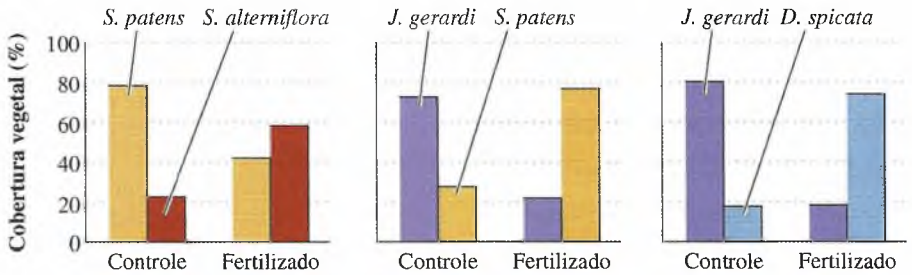


FIG. 16.13 A fertilização altera o resultado da competição removendo as limitações de nutrientes sobre as plantas tolerantes ao estresse. Quando a região de alagado salgado de fronteiras naturais entre duas espécies foi fertilizada, a espécie mais tolerante ao estresse foi liberada de sua limitação de nutriente, em cujo ponto sua tolerância ao estresse superior aumentou sua capacidade competitiva. Segundo N. C. Emery et al., *Ecology* 82:2471–2485 (2001).

competição explorativa. Menos frequentemente, os competidores interagem diretamente através da defesa agressiva dos recursos. Este comportamento é denominado de **competição de interferência**, embora a distinção entre as duas seja às vezes difícil. Os beija-flores perseguem outros beija-flores, para não mencionar abelhas e mariposas, para mantê-los longe dos arbustos florescentes. As esponjas incrustadoras usam venenos químicos para sobrepujar outras espécies de esponja à medida que se expandem para preencher o espaço nas superfícies rochosas. Muitos arbustos liberam químicos tóxicos no solo para inibir o crescimento de competidores. Até mesmo as bactérias usam equipamento químico de guerra umas com as outras para fazer a balança pender para o seu lado em suas interações competitivas.

A competição de interferência é normalmente evidente em manipulações experimentais de espécies animais competidoras. Por exemplo, duas espécies de rato-do-campo (pequeno roedor semelhante a um rato do gênero *Microtus*) estão ambas presentes em algumas áreas das Montanhas Rochosas na América do Norte: no oeste de Montana, o rato-de-pradaria (*M. pennsylvanicus*) normalmente vive em *habitats* úmidos circundando pequenos lagos e cursos de água, enquanto o rato-de-montanha (*M. montanus*) fica restrito aos *habitats* secos. Os ecólogos acreditavam que esta divisão espacial resultava da competição entre as duas espécies, mas a natureza da interação não era conhecida. Contudo, quando os ratos-de-pradaria foram experimentalmente capturados e removidos de uma área de *habitat* úmido, os ratos-de-montanha imediatamente começaram a se mover para lá vindo das vizinhanças de *habitats* secos. Este resultado sugeriu que os ratos-de-pradaria excluem os ratos-de-montanha das áreas mais úmidas por encontros agressivos e diretos — um caso de territorialidade interespecífica. O interessante é que, quando os ratos-de-campo de montanha foram capturados e removidos de um *habitat* seco que eles normalmente ocupavam exclusivamente, os ratos-de-pradaria começaram a se mover para lá. Assim, cada espécie é comportamentalmente dominante no seu *habitat* preferido, ilustrando o princípio da vantagem de campo doméstico nos roedores.

Alelopatia

A competição química, ou **alelopatia**, tem sido relatada mais frequentemente em plantas terrestres, nas quais tais interações podem assumir diversas formas. Na maioria dos casos, uma substância tóxica causa danos (*-patia*) a outros (*alelo-*) indivíduos diretamente. Por exemplo, a nogueira-negra (*Juglans nigra*) produz juglone, um composto orgânico aromático que inibe certas enzimas em outras plantas. Em consequência, poucas espécies de plantas são capazes de germinar e se estabelecerem sob essas árvores. Um mecanismo um tanto quanto diferente de ação foi sugerido para explicar os abundantes óleos nas folhas e na casca do tronco das árvores do eucalipto da Austrália — isto é, que elas promovem frequentes incêndios na serapilheira, que mata as plântulas dos competidores (Fig. 16.14).

Nos *habitats* de arbusto no sul da Califórnia, diversas espécies de sálvia (gênero *Salvia*) produzem terpenos voláteis, uma classe de compostos orgânicos que inclui a cânfora e dá aos alimentos temperados com a salva parte de seu sabor distinto. Os terpenos inibem o crescimento de outras vegetações no laboratório, e assim os investigadores propõem uma função alelopática para estes compostos na natureza. Aglomerações de *Salvia* arbustiva são normalmente circundadas por zonas abertas separando a sálvia das áreas de gramíneas circundantes (Fig. 16.15). Quando observada por longos períodos, a *Salvia* pode ser vista se expandindo na direção de áreas gramadas.

FIG. 16.14 Algumas plantas competem por meios químicos. As folhas e a casca das árvores de eucalipto da Austrália têm um alto conteúdo de óleo, que promove incêndios e mata as plântulas de potenciais competidores, mas deixa o eucalipto intacto. Fotografia de R. E. Ricklefs.

A despeito de a *Salvia* liberar compostos inibidores, sua interação com os competidores potenciais é mais complicada. Em experimentos subsequentes, os investigadores cercaram partes de áreas abertas envolvendo os fragmentos de *Salvia* para excluir herbívoros como coelhos e marmotas. Sem herbívoros presentes, outras plantas se estabeleceriam logo na borda dos fragmentos de sálvia. Contagens de fezes nas zonas abertas mostraram que os coelhos raramente se aventuram mais do que um metro para longe do paraíso seguro sob a cobertura dos arbustos de *Salvia*. Estas observações implicam que os coelhos devem estar se alimentando dos competidores mais nutritivos da sálvia, mas não da sálvia propriamente dita. A observação de que as zonas abertas também circundam fragmentos de outras espécies de arbustos, tais como *Baccharis*, que não produz químicos voláteis tóxicos, sugere que os herbívoros medeiam a competição entre as espécies de plantas. Poder-se-ia considerar as zonas abertas como o resultado de um tipo de alelopatia no qual as plantas usam os herbívoros, em vez de químicos tóxicos, para travar suas batalhas com os competidores.

A competição de interferência pode ser um fator importante no sucesso de espécies invasoras. Por exemplo, as árvores de pau-ferro da Austrália (*Casuarina equisetifolia*) foram introduzidas em muitas regiões tropicais e subtropicais do mundo, incluindo a Flórida e as Ilhas Havaianas, onde elas rapidamente invadiram e excluíram outra vegetação. A quase completa ausência de germinação ou estabelecimento de vegetação nativa nos solos cobertos pelas folhas de *Casuarina* aciculada sugere um efeito alelopático (Fig. 16.16).

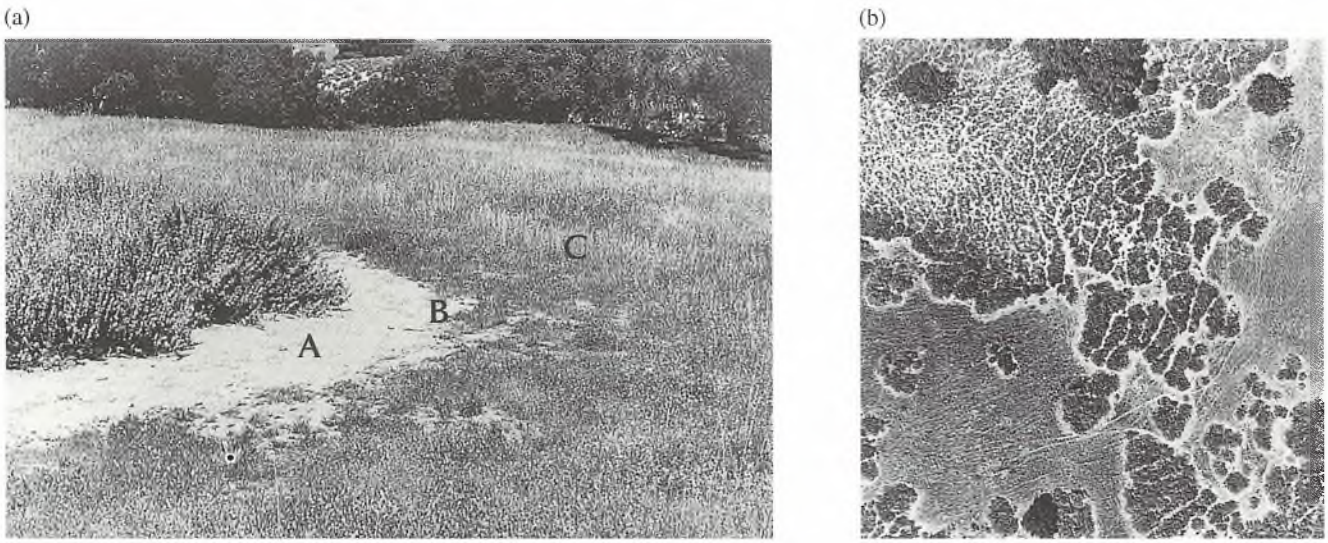


FIG. 16.15 Algumas plantas competem a distância produzindo toxinas aéreas ou abrigando consumidores. (a) A zona aberta na fronteira de um aglomerado de sálvia inclui uma faixa de 2 m de largura sem plantas (A até B) e uma área mais ampla de gramíneas inibidas (B até C) sem carvalhos e gramíneas, que são encontradas com outras espécies à direita de C na área não afetada. (b) Uma vista aérea mostra a sálvia e o arbusto da Califórnia invadindo um campo anual no Vale de Santa Ynez da Califórnia. Cortesia de C. H. Muller, de C. H. Muller, *Bull. Torrey Bot. Club* 93:332–351 (1966).

FIG. 16.16 A serapilheira embaixo de pau-ferro introduzido (*Casuarina equisetifolia*) suprime a germinação e o crescimento das espécies nativas. Este bosque foi fotografado em Kauai, nas Ilhas Havaianas, onde a espécie é invasora. Cortesia de Eric Guinther.

Os consumidores podem influenciar o resultado da competição

Charles Darwin foi o naturalista de quintessência. Entre suas muitas observações seminais, ele notou que a pastagem pode manter uma alta diversidade de plantas nos campos. Na ausência de pastadores, os competidores dominantes crescem rapidamente e excluem as outras espécies. Resultados semelhantes têm sido obtidos em experimentos em comunidades algais marinhas pastadas por lapas, caracóis e ouriços. Estes estudos indicam que a predação tem uma mão forte na formação da estrutura das comunidades biológicas influenciando o resultado das interações competitivas entre as espécies de presas.

O ecólogo Robert Paine, da Universidade de Washington, foi um dos primeiros investigadores a demonstrar isso experimentalmente. Sobre um costão rochoso exposto de Washington, a zona entremaré abriga diversas espécies de moluscos, cracas-de-pescoço-de-ganso, mexilhões, lapas e quítons (um tipo de molusco pastador). Todos estes animais são predados pela estrela-do-mar *Pisaster* (Fig. 16.17). Paine removeu as estrelas-do-mar de uma área de rocha de 8 m de largura por 2 m de altura; uma área adjacente de tamanho semelhante foi deixada intacta como controle.

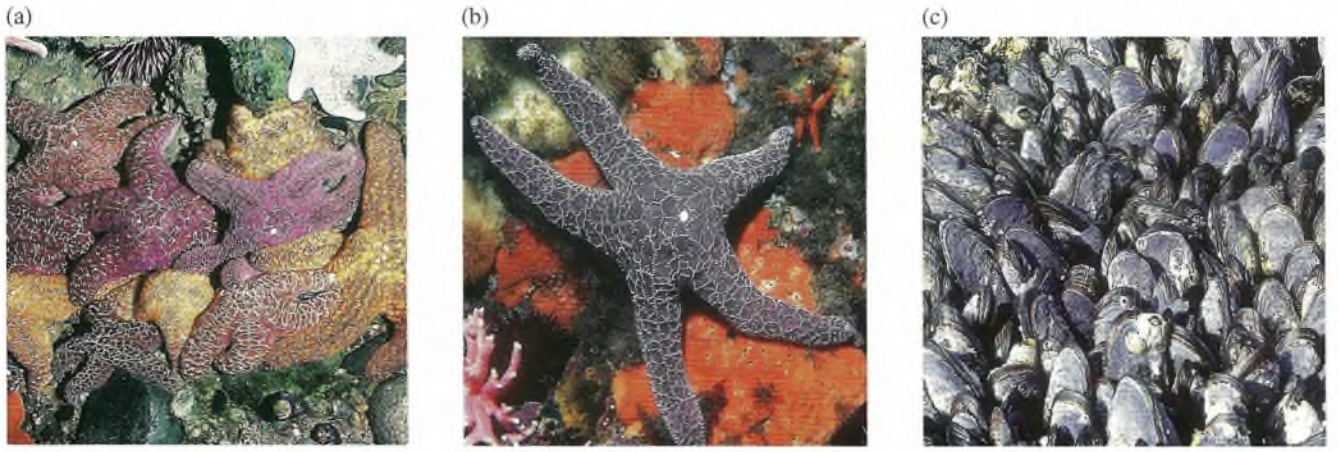


FIG. 16.17 Os predadores podem manter a diversidade de espécies de presas reduzindo as populações de competidores superiores. (a) Uma congregação de estrelas-do-mar (*Pisaster*) na maré baixa na costa da Península Olímpica, Washington. A estrela-do-mar (b) é um predador importante dos mexilhões. (c) Na ausência de estrelas-do-mar, a diversidade cai rapidamente até que somente mexilhões e cracas vivendo entre eles ou sobre eles permanecem. Fotografia (a) de Ken Lucas/Visuals Unlimited; fotografia (b) de Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited; fotografia (c) de Francis & Donna Caldwell/Visuals Unlimited.

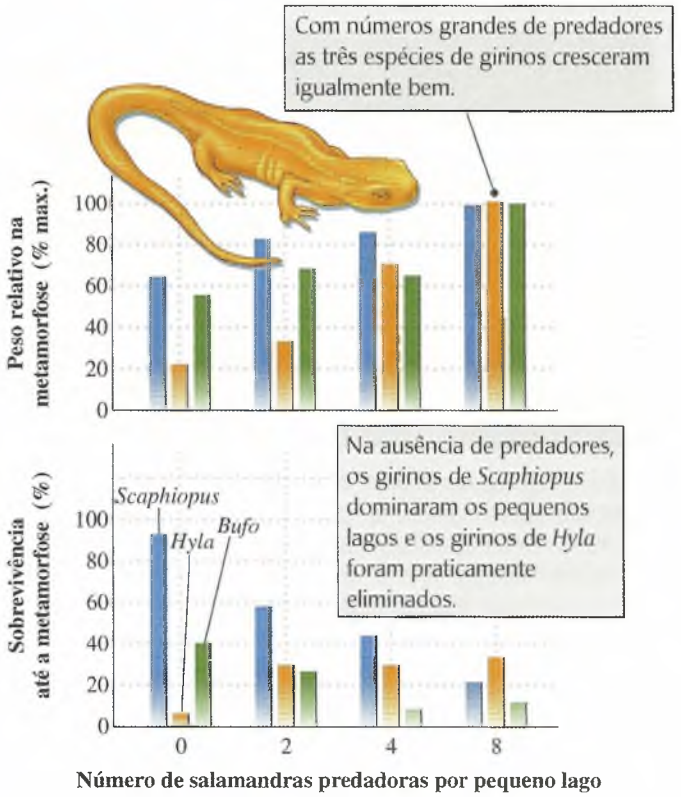


FIG. 16.18 Os predadores podem influenciar o resultado da competição entre espécies de presas. A presença de predadores afetou fortemente o crescimento (medido pelo peso na metamorfose) e a sobrevivência de três espécies de anuros (rãs e sapos) criadas em pequenos lagos artificiais. Segundo P. J. Morin, *Science* 212:1284–1286 (1981).

Após a remoção da estrela-do-mar, o número de espécies de presas na área experimental diminuiu rapidamente, de 15 no início do estudo para 8 no fim. As remanescentes eram principalmente o mexilhão *Mytillus* e outros invertebrados, vivendo sobre ou dentro das fendas entre os mexilhões. A diversidade declinou na área experimental porque as populações de mexilhões e cracas aumentaram e ocuparam o espaço das outras espécies. Paine concluiu que as estrelas-do-mar mantinham a diversidade da comunidade de zona entremaré limitando as populações de mexilhões e cracas, que são competidores superiores pelo espaço na ausência de predadores. Este é um outro caso de competição assimétrica na qual os competidores superiores são menos bem protegidos contra a predação.

Os estudos conduzidos em pequenos lagos artificiais mostraram que os predadores podem reverter o resultado da competição entre girinos de anuros (rãs e sapos). No experimento conduzido por Peter Morin, da Universidade Rutgers, os pequenos lagos foram supridos com 200 larvas do sapo-pé-de-espada (*Scaphiopus holbrooki*), 300 do pimenta-da-primavera (*Hyla crucifer*;[1] uma espécie de perereca) e 300 do sapo-do-sul (*Bufo terrestris*). Cada um dos pequenos lagos, idênticos em todos os outros aspectos, também recebeu 0, 2, 4 ou 8 indivíduos da salamandra-de-mancha-vermelha predadora (*Notophthalmus viridescens*).

Na ausência da predação da salamandra, os girinos de *Scaphiopus* cresceram rapidamente, sobreviveram bem e dominaram os pequenos lagos, junto com um pequeno número de *Bufo*; os girinos de *Hyla* foram completamente eliminados por competição (Fig. 16.18). Contudo, as salamandras aparentemente preferiram os girinos de sapos, e com alto número de predadores a sobrevivência de ambos, *Scaphiopus* e *Bufo*, caiu marcadamente. Com menos girinos de sapos por pequeno lago, os suprimentos de alimento aumentaram, e a sobrevivência e crescimento dos girinos de *Hyla* aumentaram imensamente, assim como o crescimento dos sobreviventes dos girinos de *Scaphiopus* e *Bufo*.

Competição aparente

As interações entre espécies competidoras mediadas por consumidores são normalmente denominadas de **competição aparen-**

[1]N.R.T.: A família desta espécie é Hylidae, mas o nome válido para esta espécie é *Pseudacris crucifer* (*spring peeper*), como pode ser visto em *Amphibian Species of the World* 5.3, *an Online Reference*, site do *American Museum & Natural History*.

te — aparente porque o efeito depressor de uma espécie de competidor sobre a outra se assemelha à competição de exploração ou de interferência mas representa a ação de um mecanismo diferente. Vimos a competição aparente nas interações entre a sálvia e as gramíneas e entre os mexilhões e outros organismos rochosos da entremaré: em ambos os casos, os consumidores determinam o equilíbrio competitivo. O resultado da competição depende menos da capacidade de competidores em utilizar o alimento ou outros recursos eficientemente do que de sua habilidade para evitar ou tolerar seus próprios consumidores. No caso da interação sálvia–gramínea, os arbustos proporcionam uma cobertura protetora para os herbívoros que preferem comer as gramíneas, mais nutritivas.

Os patógenos podem representar um papel semelhante ao desequilibrar a balança entre os competidores. Certamente, à medida que os europeus colonizaram outros continentes, particularmente a América do Norte e do Sul, trouxeram doenças com eles, como o sarampo, que suas próprias populações podiam mais ou menos tolerar, mas que foram devastadoras para os americanos nativos. Muitas plantas e animais invasores podem dever seu sucesso a mecanismos semelhantes. Por exemplo, a mostarda-do-alho eurasiana (*Alliaria petiolata*) tem se espalhado na América do Norte, onde resiste à herbivoria pelos insetos e cervos americanos. Por causa de sua resistência aos consumidores que se alimentam da vegetação nativa, a mostarda-do-alho provavelmente ganha sua vantagem através de uma competição aparente, em vez de qualquer capacidade que possa ter para utilizar os recursos de forma eficiente.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A competição aparente entre corais e algas mediada pelos micróbios. A competição aparente mediada por consumidores ilustra a complexidade das interações na natureza, mas ela é somente um tipo de interação competitiva indireta. Considere a interação entre as algas e os corais nos recifes tropicais. Vimos que algumas algas vivem simbioticamente dentro dos tecidos dos corais, mas outros tipos de algas têm uma influência menos benigna sobre os corais. Os biólogos marinhos têm observado que, quando aquelas algas se estabelecem próximas a corais, estes declinam em saúde e por fim morrem. Diversos mecanismos desta interação de competição aparente foram propostos, incluindo sombreamento e alelopatia. Jennifer Smith, da Universidade da Califórnia em Santa Bárbara, e seus colegas suspeitaram, contudo, que poderia haver uma explicação alternativa. Uma pesquisa anterior tinha mostrado que os corais tinham mais probabilidade de morrer na presença de carbono orgânico dissolvido e que aquelas mortes estavam correlacionadas com o aumento no crescimento de micróbios que normalmente vivem nas superfícies dos corais. Talvez as algas estivessem secretando carbono orgânico dissolvido (na forma de polissacarídeos em excesso produzidos pela fotossíntese) e este carbono estava sustentando o crescimento microbiano nos corais. Uma consequência poderia ser que os micróbios — a maioria bactérias — bloqueariam a difusão de oxigênio para os tecidos dos corais subjacentes e os sufocaria.

Smith e seus colegas criaram corais (Fig. 16.19) em recipientes, sozinhos ou em pares, com algas separadas deles por uma fina malha, que deixava o carbono orgânico dissolvido passar, mas não os micróbios. Eles descobriram que os corais sobreviveram bem quando as algas estavam ausentes, mas sofreram alta mortalidade quando elas estavam presentes. Em outro conjunto de recipientes, eles fizeram o mesmo experimento, mas adicionaram um antibiótico à água. Neste caso, os corais sobreviveram bem com ou sem as algas presentes, confirmando que a mortalidade do coral era devida aos micróbios que poderiam ser controlados por um antibiótico. Os investigadores repetiram este ex-

FIG. 16.19 Os corais podem ser danificados indiretamente pela presença de algas. A saúde de espécies de coral como este *Pocillopora verrucosa* sofre quando as algas se estabelecem na vizinhança. Nature Picture Library/Alamy.

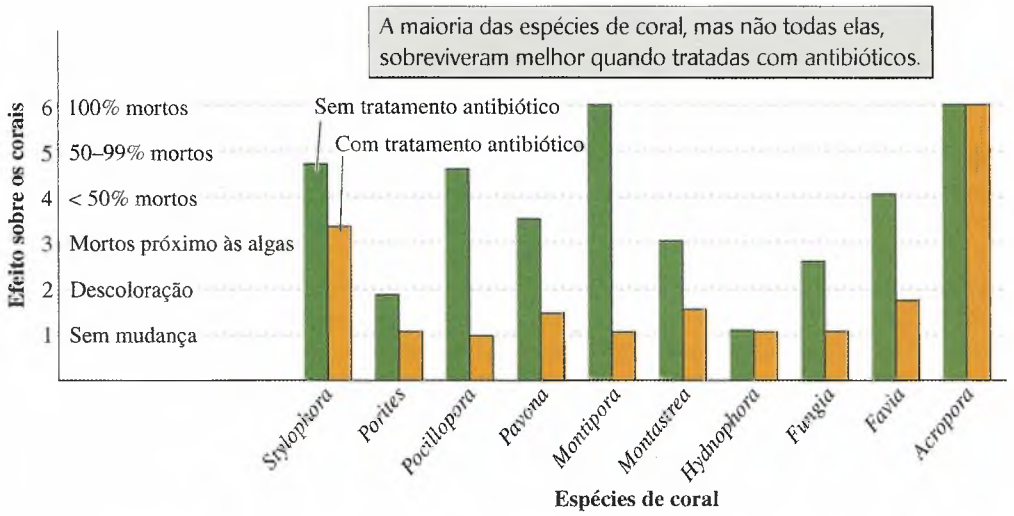


FIG. 16.20 Os antibióticos podem reverter os efeitos negativos das algas sobre o crescimento dos corais. Os corais foram criados na presença de algas com e sem tratamento antibiótico. Os resultados sugeriram que as algas estavam exercendo seu efeito negativo sobre a saúde dos corais ao sustentar um sobrecrescimento microbiano em suas superfícies. Segundo J. E. Smith et al., *Ecology Letters* 9:835–845 (2006).

perimento com um número maior de espécies de corais e algas. Nos recipientes sem tratamento antibiótico 95% das espécies de coral passaram por um declínio de saúde. Com o antibiótico, contudo, somente 20% das espécies de coral foram negativamente afetadas pela presença das algas (Fig. 16.20).

Em todos estes experimentos, não foi esclarecido por que os micróbios que vivem naturalmente nos corais mataram os corais quando as algas estavam por perto. Os investigadores conduziram experimentos adicionais nos quais mediram o crescimento microbiano na superfície dos corais. Eles descobriram que, quando as algas secretam polissacarídeos em excesso, os micróbios crescem mais rápido e consomem o oxigênio na água imediatamente circundante aos corais, causando o sufocamento dos corais. O fato de que a saúde de algumas espécies de coral, tais como *Pocillopora*, era restaurada por tratamento antibiótico, enquanto a saúde de outras, como *Acropora*, não era, indica uma complexidade até mesmo maior neste sistema.

Este exemplo mostra que uma associação negativa entre duas espécies pode ocorrer sem competição direta por um recurso compartilhado. No caso das algas e os corais, a interação negativa é causada por uma cadeia de eventos iniciada pela emissão de polissacarídeos pelas algas. Aqueles compostos de carbono favorecem o sobrecrescimento dos micróbios associados aos corais, que reduzem as concentrações de oxigênio na água a níveis que danificam os últimos. É importante reconhecer que a poluição causada pelas atividades humanas é também uma fonte de compostos de carbono orgânico que promovem o crescimento microbiano nos recifes de coral e é assim um fator importante na deterioração deles, que agora vemos ocorrer em muitas partes do mundo.

Como vimos nos Capítulos 14–16, as populações que constituem as comunidades biológicas estão engajadas em diversas interações que determinam suas abundâncias e distribuições ecológicas relativas, e mesmo sua capacidade em persistir, dentro do sistema ecológico. Estas interações são também um componente do ambiente que seleciona os atributos genéticos que dão a cada população uma vantagem em suas diversas interações. As respostas evolutivas à seleção natural imposta pelas interações das espécies são o objeto do próximo capítulo.

RESUMO

1. A competição é qualquer uso ou defesa de um recurso por um indivíduo que reduz a disponibilidade daquele recurso para outros indivíduos. Quando os indivíduos pertencem à mesma espécie, sua interação é chamada de competição intraespecífica; quando pertencem a espécies diferentes, de interespecífica.

2. Um recurso pode ser definido como qualquer coisa que é consumida e usada pelo consumidor para sua própria manutenção e crescimento, e cuja disponibilidade promove o crescimento da população de consumidores. Assim, o alimento, a água, a luz, os nutrientes minerais e o espaço são recursos, mas a temperatura e outras condições desse tipo não são.

3. A competição tende a ser mais intensa entre espécies proximamente aparentadas, mas espécies distantemente aparentadas também competem por recursos.

4. Os recursos podem ser classificados como não renováveis (espaço) ou renováveis (luz, água e alimento). Os recursos renováveis podem ser ainda mais distinguidos de acordo com a influência do consumidor sobre sua taxa de suprimento: sem influência, com influência direta ou influência indireta.

5. De acordo com a lei de Liebig, os recursos limitantes são aqueles que são mais escassos em relação à demanda. De todos os recursos consumidos por uma população, somente um ou uns poucos normalmente limitam seu crescimento. Dois ou mais recursos podem interagir sinergicamente para limitar a população de um consumidor.

6. A diferença entre o crescimento populacional de uma espécie na presença e na ausência de outra é uma medida da intensidade da competição entre elas.

7. As investigações teóricas e os estudos de laboratório têm levado à conclusão de que duas espécies competindo podem coexistir quando o mesmo recurso limita ambas as espécies. Esta generalização veio a ser conhecida como o princípio de exclusão competitiva.

8. Alguns tratamentos matemáticos da competição são baseados na equação logística para crescimento populacional, na qual um termo é adicionado para levar em conta o efeito da competição interespecífica. A intensidade deste efeito é especificada pelo coeficiente de competição.

9. Os tamanhos populacionais de equilíbrio entre duas espécies competidoras podem ser descritos por uma equação que inclui as capacidades de suporte e os coeficientes de competição para cada uma das espécies. Em termos mais gerais, a coexistência exige que o produto dos coeficientes de competição da primeira e da segunda espécie sejam menores do que 1. Em outras palavras, para coexistir, as espécies devem se autolimitar mais do que limitar uma à outra.

10. Quando recursos diferentes limitam as populações de duas espécies, elas podem coexistir.

11. Em alguns casos, duas espécies podem coexistir porque cada uma tem uma vantagem em relação a fatores diferentes no ambiente, tais como a eficiência no uso de um recurso *versus* a tolerância a um estresse. Tal competição assimétrica é comum na natureza.

12. Os experimentos de transplante com plantas sob diversas condições de competição intra e interespecífica ilustram as diferenças dos mecanismos de competição entre habitats de alta e baixa produtividade. Alguns experimentos mostraram que as plantas competem abaixo do solo por nutrientes quando os níveis de nutrientes são baixos, e acima do solo por luz quando os níveis de nutrientes são altos.

13. Quando os indivíduos competem indiretamente através de seus efeitos sobre os recursos compartilhados, diz-se que a competição é exploradora; quando competem diretamente defendendo os recursos um contra o outro, seu comportamento é conhecido como competição de interferência.

14. A invasão rápida de um *habitat* por uma espécie animal móvel após a remoção de uma outra demonstra a competição de interferência através do comportamento agressivo.

15. Muitas plantas competem diretamente produzindo substâncias químicas que impedem o crescimento e a sobrevivência dos indivíduos de outras espécies. Este mecanismo é conhecido como alelopatia. As plantas podem também reduzir as populações de seus competidores sustentando consumidores de várias formas, como provendo refúgios seguros a eles.

16. Os consumidores podem alterar o resultado das interações de competição e promover a coexistência se eles seletivamen-

te predarem sobre os competidores superiores. As interações entre espécies de consumidores que são mediadas por seus próprios predadores ou patógenos são denominadas de competição aparente.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença entre recursos renováveis e não renováveis?
2. Como a lei do mínimo de Liebig explica os limites sobre o crescimento de uma população?
3. Se duas espécies exigem o mesmo recurso limitante, o que você preveria sobre sua capacidade de coexistir?
4. Quando duas espécies estão em equilíbrio, por que nós fazemos a taxa de crescimento populacional das espécies igual a zero?
5. Compare e confronte as hipóteses de Grubb–Tilman e de Grime–Keddy em relação a como os níveis de nutrientes do solo afetam a intensidade da competição interespecífica.
6. Por que a alelopatia é considerada uma forma de competição de interferência?
7. O que poderia ser um argumento para a hipótese de que espécies intimamente aparentadas deveriam experimentar uma competição mais intensa do que as espécies distantemente aparentadas?
8. Como é que a presença de consumidores pode causar um aumento na diversidade de espécies em competição?

LEITURAS SUGERIDAS

Bartholomew, B. 1970. Bare zone between California shrub and grassland communities: The role of animals. *Science* 170:1210–1212.

Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119–125.

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710–723.

Emery, N. C., P. J. Ewanchuk, and M. D. Bertness. 2001. Competition and salt-marsh plant zonation: Stress tolerators may be dominant competitors. *Ecology* 82:2471–2485.

Goldberg, D. E., and A. M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139:771–801.

Grace, J. B., and D. Tilman (eds.). 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego.

Halligan, J. P. 1973. Bare areas associated with shrub stands in grasslands: The case of *Artemisia californica*. *BioScience* 23:429–432.

Halsey, R. W. 2004. In search of allelopathy: An eco-historical view of the investigation of chemical inhibition in California coastal sage scrub and chamise chaparral. *Journal of the Torrey Botanical Society* 131:343–367.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292–1297.

Kadmon, R. 1995. Plant competition along soil moisture gradients: A field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal of Ecology* 83:253–262.

Keddy, P. 1989. *Competition*. Chapman & Hall, London.

Maksimowich, D. S., and A. Mathis. 2000. Parasitized salamanders are inferior competitors for territories and food resources. *Ethology* 106:319–329.

Muller, C. H., W. H. Muller, and B. L. Haines. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science* 143:471–473.

Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15:93–120.

Schenk, J. J. 2006. Root competition: Beyond resource depletion. *Journal of Ecology* 94:725–739.

Schenk, H. J., R. M. Callaway, and B. E. Mahall. 1999. Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research* 28:145–180.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122:240–285.

Smith, J. E., et al. 2006. Indirect effect of algae on coral: Algae-mediated microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9:835–845.

Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235–246.

Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology* 58:338–348.

Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Wilson, S. D., and D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74:599–611.

CAPÍTULO 17

A Evolução das Interações das Espécies

Logo após alguns casais de coelhos europeus terem sido liberados numa fazenda em Victoria em 1859, os coelhos se tornaram uma grande praga na Austrália. As populações de coelho aumentaram tão rapidamente que, em poucos anos, os fazendeiros locais estavam levantando cercas e organizando brigadas de coelhos — grupos de caça — em tentativas vãs para controlar suas populações. Por fim, centenas de milhões de coelhos habitavam a maior parte do continente, destruindo pastos de carneiros e ameaçando a produção de lã. O governo australiano tentou venenos, predadores e outras medidas de controle, todas sem sucesso.

Após muitas investigações, a resposta ao problema do coelho pareceu ser o vírus do mixoma (um parente da varíola), descoberto nas populações de um coelho aparentado na América do Sul. O vírus do mixoma produziu um fibroma pequeno e localizado (um câncer fibroso da pele) sem efeitos severos nos coelhos da América do Sul, mas os coelhos europeus infectados pelo vírus sem resistência a ele morreram rapidamente.

Em 1950, o vírus do mixoma foi introduzido em Victoria. Uma epidemia de mixomatose eclodiu entre os coelhos introduzidos e se espalhou rapidamente. O vírus foi transmitido principalmente por mosquitos, que picavam áreas infectadas da pele e transportavam o vírus em suas partes bucais. A primeira epidemia de mixomatose matou 99,8% dos coelhos infectados, reduzindo suas populações a níveis muito baixos. Mas, durante o surto seguinte da doença, somente 90% dos coelhos restantes morreram. Durante o terceiro surto da doença, somente 40%–60% dos coelhos infectados sucumbiram, e suas populações começaram a crescer novamente.

O declínio na letalidade no vírus do mixoma resultou de respostas evolutivas, tanto nas populações de coelhos quanto nas de vírus. Antes da introdução do vírus, poucos coelhos tinham genes que conferiam resistência à doença. Embora nada tivesse previamente promovido o aumento da frequência daqueles genes, eles foram fortemente selecionados pela epidemia de mixomatose, até que a maioria da população de coelhos sobreviventes consistisse em animais resistentes (Fig. 17.1). Em algum momento, linhagens de vírus menos virulentas se tornaram mais prevalecentes porque elas não matavam seus hospedeiros tão rapidamente e foram portanto mais rapidamente dispersadas para novos hospedeiros (os mosquitos picam somente coelhos vivos).

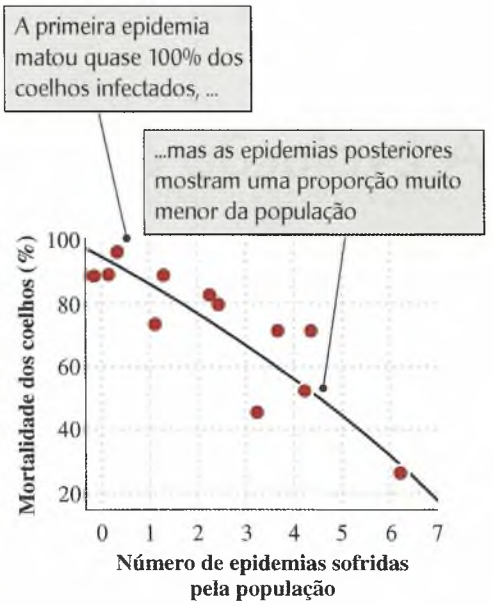


FIG. 17.1 Populações interagindo evoluem uma em resposta à outra. A suscetibilidade dos coelhos europeus na Austrália ao vírus do mixoma introduzido declinou após a primeira epidemia. Segundo F. Fenner e F. N. Ratcliffe, *Myxomatosis*, Cambridge University Press, London (1981).

Deixado por si só, o sistema australiano coelho–vírus provavelmente evoluiria para um estado de doença endêmica e benigna, como aconteceu na população dos coelhos da América do Sul da qual o vírus foi isolado. Contudo, os especialistas em manejo de pragas mantiveram o sistema fora de equilíbrio encontrando novas linhagens de vírus às quais os coelhos não tinham ainda desenvolvido resistência. Desta forma, eles mantinham a eficiência do vírus do mixoma como um agente de controle da praga.

As linhagens menos virulentas do vírus do mixoma têm uma taxa mais alta de crescimento nas populações de coelhos como um todo, se não para determinados coelhos. Este padrão é diferente daquele de algumas doenças humanas altamente contagiosas, tais como a influenza e a cólera, que se espalham diretamente na atmosfera ou na água. Tais patógenos não dependem da sobrevivência de longo prazo dos hospedeiros para sua dispersão e frequentemente apresentam altos níveis de virulência, com consequências debilitantes ou mesmo fatais para seus hospedeiros. Analogamente, a maioria dos predadores não se fia numa terceira parte para encontrar as presas e, em vez de evoluir em direção a um equilíbrio benigno de restrição e tolerância, predador e presa tendem a ficar presos numa luta evolutiva de persistente intensidade. O resultado dessa luta depende de qual população toma a dianteira evolutiva.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As adaptações em resposta à predação demonstram a seleção por agentes biológicos
- Os antagonistas evoluem em resposta um ao outro
- A coevolução nos sistemas planta–patógeno revela interações genótipo–genótipo
- As populações de consumidores e de recursos podem atingir um estado evolutivo estacionário
- A capacidade competitiva responde à seleção
- A coevolução envolve respostas evolutivas mútuas por populações interagindo

As plantas e os animais usam diversas estratégias de comportamento para obter alimentos e evitar serem comidos ou parasitados. Muita desta diversidade é o resultado da seleção natural agindo sobre as formas pelas quais plantas e animais procuram recursos e escapam da predação. Desenhos de asas que se confundem artisticamente com o fundo ajudam as mariposas a escapar da observação dos predadores. As flores, por suas chamativas cores e fragrâncias, atraem a atenção dos insetos e aves que transportam o pólen de uma flor para a próxima.

Os agentes cuja influência forma tais adaptações são biológicos: eles são outros organismos vivos. Seus efeitos diferem daqueles dos fatores físicos no ambiente de duas formas. Primeiro, os fatores biológicos estimulam respostas evolutivas mútuas nos atributos das populações interagindo. Por exemplo, através da seleção natural e da evolução, os predadores moldam as adaptações de suas presas para escapar, mas suas próprias adaptações para perseguir e capturar também respondem aos atributos de suas presas. Por outro lado, as adaptações dos organismos em

resposta às mudanças no ambiente físico não têm efeitos recíprocos no ambiente.

Segundo, os agentes biológicos promovem a diversidade das adaptações e não a similaridade. Em resposta aos fatores biológicos, os organismos tendem a se especializar, perseguindo tipos únicos de presas, lutando para evitar combinações únicas de predadores e patógenos e engajando-se em arranjos benéficos mútuos com outras espécies. Em resposta a estresses físicos semelhantes no ambiente, contudo, muitos tipos de organismos desenvolvem adaptações semelhantes. Vimos este fenômeno, chamado de *convergência*, nas folhas reduzidas ou finamente divididas que minimizam o estresse de calor e perda de água em muitas plantas do deserto (veja o Capítulo 5).

Quando as populações de duas ou mais espécies interagem, cada uma pode desenvolver uma resposta àquelas características da outra que afetam o ajustamento individual. Este processo é denominado de **coevolução** quando as respostas desenvolvidas são recíprocas — isto é, quando as adaptações numa população promovem a evolução de adaptações na outra. Este seria o caso quando um herbívoro desenvolve uma forma de desintoxicar um químico nocivo que foi desenvolvido numa planta para protegê-la contra aquele mesmo herbívoro. Estas adaptações representam uma sequência de respostas evolutivas resultantes diretamente da interação entre as duas populações.

Num sentido mais amplo, o termo *coevolução* se aplica às respostas evolutivas de cada espécie a todas as outras com as quais interage (às vezes denominada de *coevolução difusa*). Contudo, muitos biólogos restringem a aplicação do termo mais à evolução recíproca de estruturas e funções relacionadas em duas populações interagindo. Identificar os casos sem ambiguidade de uma evolução assim restrita pode ser difícil. Por exemplo, as hienas têm mandíbulas e músculos associados que são fortes o bastante para quebrar os ossos de suas presas. Estas modificações são claramente adaptações para comer a presa. Contudo, as mandíbulas poderosas da hiena não podem ser consideradas um exemplo de coevolução porque as características dos ossos de suas presas não evoluíram para resistir a serem comidos pelas hienas, ou qualquer outro predador. No momento em que a hiena atingiu aquela parte de sua refeição, a estrutura dos ossos não tem mais consequência para a sobrevivência da presa. Em contrapartida, quando um herbívoro desenvolve a capacidade de desintoxicar os químicos produzidos por uma planta especificamente para detê-lo, os requisitos da definição estrita de coevolução são provavelmente atendidos.

Neste capítulo, exploraremos algumas das consequências das respostas evolutivas às interações entre predadores e suas presas, entre competidores e em associações mutualistas. Quando a relação evolutiva entre duas espécies é antagonista, como é entre predador e presa, ou entre parasita e hospedeiro, as espécies podem ficar presas numa luta evolutiva para aumentar seu próprio ajustamento, cada uma à custa da outra. Tal luta pode levar a uma sinuca evolutiva, na qual ambos os antagonistas continuamente se desenvolvem em resposta um ao outro, mas o resultado líquido de sua interação é um estado estacionário. Alternativamente, quando um dos antagonistas não consegue evoluir rápido o bastante, ele pode ser levado à extinção. Por outro lado, as relações

(a)

(b)

(c)

FIG. 17.2 Muitos organismos palatáveis desenvolvem aparências crípticas para evitar a detecção pelos predadores. (a) Um catídeo se assemelha às folhas; (b) um bicho-pau se assemelha aos gravetos; e (c) uma mosca-lanterna se confunde com a casca de uma árvore. Fotografias de R. E. Ricklefs.

evolutivas entre as espécies em associações benéficas mútuas podem levar a arranjos estáveis de adaptações complementares que promovem sua interação.

As adaptações em resposta à predação demonstram a seleção por agentes biológicos

A coloração é um exemplo de atributo que pode evoluir numa presa sob seleção dos predadores. As mudanças na coloração favorecidas pela predação podem então realimentar as adaptações dos predadores, capacitando-os ou a encontrar presas cada vez mais bem camufladas, ou evitar presas com colorações que sinalizam qualidades nocivas. A evolução da forma e da coloração em muitos animais para evitar a predação nos mostra um lado da equação da coevolução e enfatiza a força da seleção por agentes biológicos.

Coloração críptica *versus* de advertência

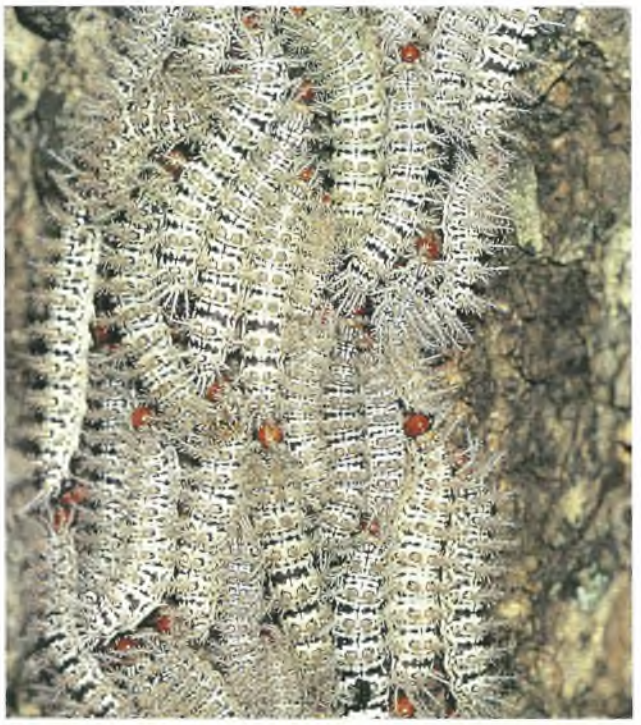
Para evitar a detecção por predadores, algumas presas adotam uma aparência camuflada e permanecem imóveis. Os predadores seletivamente favorecem as presas mais capazes de evitá-los, porque as presas que se escondem menos eficientemente são descobertas e comidas.

Muitos organismos atingem a coloração **críptica**, ou se misturam com o ambiente, ao igualar sua coloração à da cor e padrão de cascas de árvores, galhos ou folhas (Fig. 17.2). Vários animais se assemelham a galhos, folhas, partes de flores ou mesmo fezes de animais. Estes organismos não estão tão bem escondidos, apenas são tomados por objetos incomíveis e deixados para trás. Naturalmente, se um inseto deve imitar um galho ou folha convincentemente, ele tem que se comportar como um. Um inseto que imita uma folha em repouso sobre uma árvore ou um bicho-pau se movendo rapidamente sobre um galho não enganaria muitos predadores.

A coloração críptica é uma estratégia de animais palatáveis e comestíveis. Outros animais assumem uma abordagem mais direta contra o predador: produzem químicos nocivos ou os acumulam do alimento vegetal, e então anunciam o fato com padrões de cores chamativas. Esta estratégia é conhecida como **coloração de advertência, aviso** ou **aposematismo** (Fig. 17.3). Os predadores aprendem rapidamente a evitar marcas como as faixas pretas e laranja das borboletas monarcas, que têm um gosto tão amargo que uma única experiência não é esquecida. Não é coincidência que muitos animais nocivos adotem padrões semelhantes. Faixas pretas e vermelhas ou amarelas adornam animais tão diversos como as vespas e as cobras corais. Estas combinações de cores propagandeiam a nocividade tão consistentemente que alguns predadores desenvolveram aversões inatas a elas e não precisam aprender a evitar tais presas por experiência.

(a)

(b)



(c)

FIG. 17.3 Muitos organismos impalatáveis desenvolveram coloração de advertência. (a) Os predadores aprendem a evitar itens de alimentação de coloração brilhante tais como esta lagarta. (b, c) Alguns insetos impalatáveis se agregam para enfatizar a sinalização de advertência. Fotografia (a) de J. Burgett, fotografias (b) e (c) de Carl C. Hansen, cortesia do Smithsonian Tropical Research Institute.

Por que não são todas as espécies de presas potenciais nocivas ou impalatáveis? Parte da resposta é que as defesas químicas podem consumir uma grande parte da energia ou nutriente do indivíduo, que de outra forma poderiam ser alocadas para o crescimento ou reprodução. Além disso, muitos organismos nocivos se baseiam em seus alimentos vegetais para suprir os compostos orgânicos tóxicos que eles mesmos não podem fabricar, e nem todas as plantas têm tais compostos. Quando têm, os consumidores devem eles próprios evitar os efeitos tóxicos dos químicos, de maneira a usá-los eficientemente contra seus predadores potenciais.

FIG. 17.4 Mímicos batesianos são organismos presas palatáveis que se assemelham aos nocivos. Aqui, um mantídeo palatável e inofensivo (b) e uma mariposa (c) evoluíram para se assemelharem a uma vespa (a). Fotografias de Larry Jon Friesen/Saturdaze.

FIG. 17.5 Mímicos müllerianos são organismos impalatáveis que compartilham um padrão de coloração de advertência comum. As duas fileiras superiores ilustram cinco morfos de coloração aposemática em populações locais de *Heliconius numata* (segunda linha) e formas comiméticas das borboletas distantemente aparentadas *Melinaea menophilus* (uma forma), *M. ludovica* (uma forma) e *M. marsaeus* (três formas) no norte do Peru. As duas fileiras de baixo retratam a variação geográfica na mímica mülleriana aparentada *H. melpomene* e *H. erato* por toda a América do Sul tropical. Fotografias © 2006 Mathieu Joron.

Mimetismo

Os animais e as plantas impalatáveis que apresentam coloração de advertência normalmente servem de modelo para alguns palatáveis, que desenvolveram semelhanças com eles. Neste caso, os consumidores são os agentes de seleção quando confundem bem os mímicos palatáveis com os modelos impalatáveis. Estas relações são em conjunto denominadas de **mimetismo batesiano**, em homenagem ao seu descobridor, o naturalista inglês do século 19 Henry Bates. Em suas jornadas à região amazônica na América do Sul, Bates descobriu numerosos casos de insetos palatáveis que abandonaram os padrões crípticos de seus parentes próximos e se tornaram semelhantes às espécies brilhantemente coloridas e impalatáveis (Fig. 17.4).

Estudos experimentais têm demonstrado que o mimetismo confere de fato uma vantagem aos mímicos. Por exemplo, os sapos que foram alimentados com abelhas vivas, e ferroados na língua, daí em diante evitaram as moscas-varejeiras palatáveis mímicas das abelhas. Mas quando sapos jovens foram alimentados somente com abelhas mortas, das quais os ferrões tinham sido removidos, eles se deliciaram com as mímicas das varejeiras (assim como as agora abelhas inofensivas). Dessa forma, os sapos aprenderam a associar os padrões frequentes e notáveis das abelhas vivas com uma experiência desagradável.

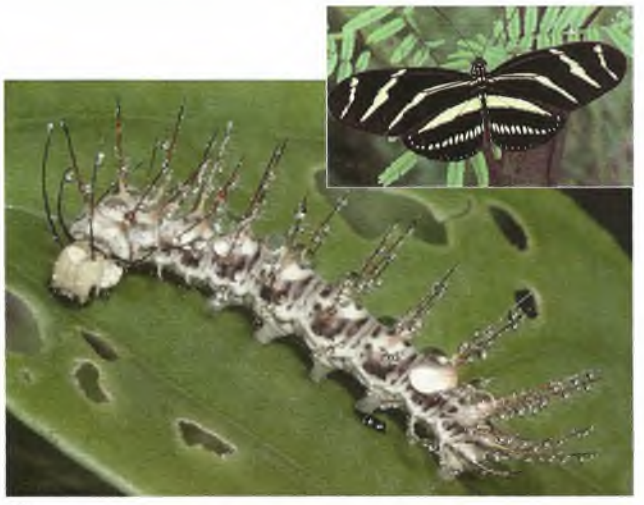
Outro tipo de mimetismo, chamado de **mimetismo müllerriano**, em homenagem ao seu descobridor, o zoólogo alemão do século 19 Fritz Müller, ocorre quando diversas espécies impalatáveis adotam um único padrão de coloração de advertência. Os predadores aprendem a evitar estes mímicos mais eficientemente porque uma experiência ruim de um predador com uma espécie confere proteção a todos os outros membros do complexo mimético. Por exemplo, a maioria das mamangavas e vespas que ocorrem em pradarias e montanha compartilham um padrão de faixas pretas e amarelas. Nos trópicos, dezenas de espécies de borboletas impalatáveis, muitas das quais distantemente aparentadas, compartilham padrões de "faixas tigradas" pretas e laranja, ou padrões de coloração preta, vermelha e amarela (Fig. 17.5).

Os antagonistas evoluem em resposta um ao outro

O termo *coevolução* foi cunhado por Charles Mode, num artigo publicado na revista *Evolution* em 1958. Mode estava preocupado com a relação entre as plantações de agricultura e seus patógenos fúngicos, especialmente a ferrugem, que causa milhões de dólares de perdas na agricultura todo ano. Ele desenvolveu o modelo de evolução contínua de um patógeno e seu hospedeiro em resposta a mudanças evolutivas um no outro. O modelo de Mode assumiu que a virulência do patógeno e a resistência do hospedeiro eram cada uma controlada por um único gene dominante (*V* e *R*, respectivamente), e que a virulência e a resistência eram, por elas próprias, de custo alto para o organismo. Assim, o ajustamento do hospedeiro e do patógeno era cada qual uma contingência sobre o genótipo um do outro. Nessas circunstâncias, as frequências dos genes de virulência e resistência deveriam tender a oscilar no tempo num padrão semelhante ao ciclo populacional predador–presa (veja a Fig. 15.2).

O modelo de Mode funcionava da seguinte forma: quando o hospedeiro é suscetível (genótipo *rr*), a seleção favorece o patógeno virulento (genótipo *VV* ou *Vv*). Os patógenos virulentos causam a seleção para a resistência de hospedeiro (genótipo *RR* ou *Rr*), que então aumenta na população de hospedeiros. Quando o hospedeiro é resistente, a seleção favorece patógenos não virulentos (genótipo *vv*) porque a virulência tem alto custo. Quando o patógeno é não virulento, a seleção favorece os hospedeiros suscetíveis (genótipo *rr*) porque a resistência tem alto custo. Estas respostas mútuas causam um padrão de reciclagem contínua: *r* (hospedeiro) → *V* (patógeno) → *R* (hospedeiro) → *v* (patógeno) → *r* (hospedeiro) e assim por diante.

Em 1964, Paul Ehrlich e Peter Raven, na época professores assistentes na Universidade de Stanford, publicaram um artigo, também na *Evolution*, no qual colocaram a coevolução num contexto mais ecológico e popularizaram bastante o termo. Ehrlich e Raven notaram que grupos proximamente aparentados de borboletas tendiam a se alimentar de espécies proximamente aparentadas de plantas hospedeiras. Por exemplo, as espécies de borboletas no gênero tropical *Heliconius* se alimentam exclusivamente em vinhedos de passiflora do gênero *Passiflora* (Fig. 17.6). Tais relações estreitas consumidor–recurso sugerem uma longa história evolutiva conectando as borboletas e suas plantas hospedeiras, indubitavelmente envolvendo a evolução das borboletas para tolerar as defesas específicas de suas hospedeiras,



(a)

(b)

FIG. 17.6 A especificidade taxonômica de algumas relações predador–presa sugere uma longa história evolutiva. As larvas de *Heliconius* das borboletas (a) se alimentam somente de um vinhedo de passiflora (*Passiflora*) (b). Fotografia (a) © Michael e Patricia Fogden/Corbis; a foto de inserção é uma cortesia de Andy McGregor; fotografia (b) de Ray Coleman/Photo Researchers.

e possivelmente a evolução dos vinhedos de passiflora para minimizar a herbivoria pelas larvas da borboleta.

Assim, o estudo da coevolução e as relações evolutivas entre as espécies que interagem de maneira mais genérica inicialmente caminharam em duas direções. De um lado, Mode usou a modelagem para responder aos mecanismos genéticos e evolutivos subjacentes às relações entre as populações de consumidores e de recursos. Por outro, Ehrlich e Raven observaram padrões de relações na natureza e os interpretaram com resultados de interações evolutivas. Mais recentemente, as duas abordagens se encontraram em um ponto comum nas análises da história evolutiva dos atributos diretamente envolvidos nas relações entre as espécies, como veremos na análise da relação coevolutiva entre as plantas e as mariposas da iúca apresentadas mais adiante neste capítulo. Contudo, os estudos experimentais iniciais sobre evolução em populações de laboratório tinham já demonstrado o papel poderoso da seleção em uma espécie sobre as adaptações evoluídas em outra.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A evolução em moscas-domésticas e seus parasitoides. Numa série de experimentos conduzida durante a década de 1960, David Pimentel e seus colegas da Universidade de Cornell exploraram a evolução das relações hospedeiro–parasitoide. Eles usaram o estágio pupal da mosca-doméstica (*Musca domestica*) como seu hospedeiro e uma vespa, *Nasonia vitripennis* (Fig. 17.7), como seu parasitoide. Numa gaiola de população (a gaiola controle; Fig. 17.8a), permitiu-se às vespas parasitar uma população de moscas mantida num número constante. Indivíduos de moscas eram adicionados a partir de um estoque que não tinha sido exposto previamente às vespas. Quaisquer moscas que escapavam do ataque das vespas parasitoides eram removidas da gaiola populacional, tal que as vespas eram providas somente com hospedeiros evolutivos "neófitos". Numa segunda gaiola populacional (a gaiola experimental; Fig. 17.8b), a população de moscas era mantida no mesmo número constante, mas permitia-se que as moscas emergindo permanecessem na gaiola, tal que a população de moscas poderia desenvolver resistência às vespas. As gaiolas populacionais foram mantidas por três anos, tempo bastante para que uma mudança evolutiva ocorresse.

Ao longo do curso do experimento, a taxa reprodutiva das vespas na gaiola experimental que permitiu a evolução caiu de 135 para 39 progênies por fêmea, e a longevidade caiu de 7 para 4 dias. Na gaiola de controle, onde as parasitoides eram providas com pupas de moscas neófitas a cada geração, as vespas permaneceram fecundas e de longa vida. A população média de parasitoides na gaiola experimental também diminuiu em relação à população da gaiola controle, e o tamanho da população ficou mais constante do que na gaiola de controle sem evolução. Estes resultados sugerem que as moscas desenvolveram resistência às parasitoides quando submetidas a um intenso parasitismo.

Os experimentos foram então montados em novas gaiolas populacionais, nas quais permitia-se que o número de moscas variasse livremente. A gaiola controle começou com moscas e vespas sem contato prévio umas com as outras, e a gaiola experimental foi montada com indivíduos da população que evoluíram como descrito anteriormente. Na gaiola controle, as vespas foram parasitoides eficientes, e o sistema passou por oscilações dramáticas. Na gaiola experimental, contudo, a população de vespas perma-

FIG. 17.7 O estudo de Pimentel sobre a coevolução usou o sistema parasitoide–hospedeiro. A vespa *Nasonia vitripennis*, um parasitoide da mosca-doméstica, é mostrada aqui depositando ovos na pupa de uma mosca. Cortesia de D. Pimentel; de D. Pimentel, *Science* 159:1432-1437 (1968).

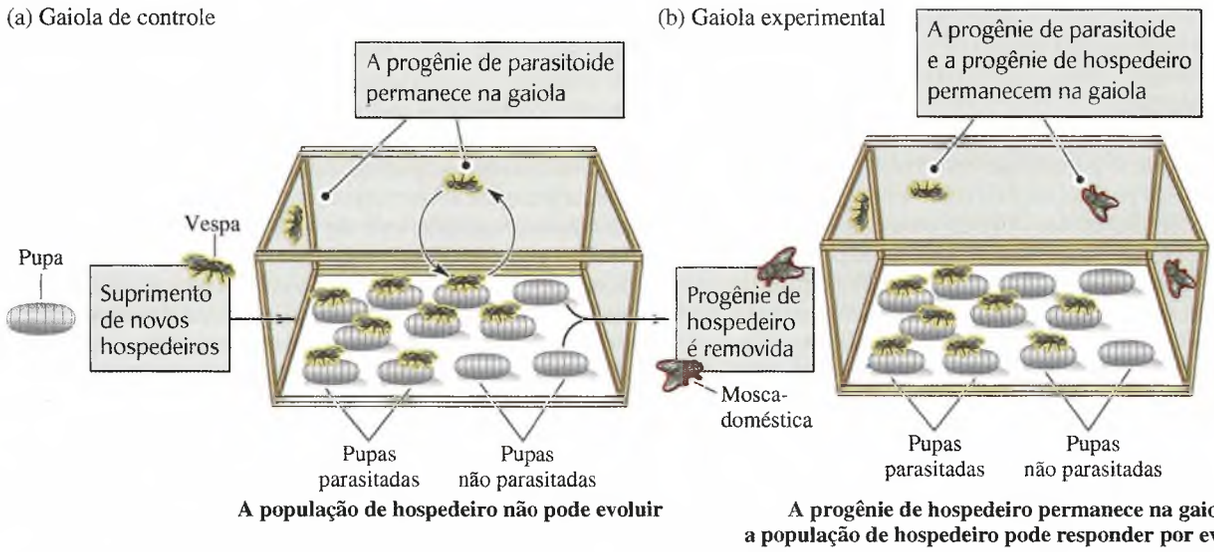


FIG. 17.8 O experimento clássico de Pimentel testou uma resposta evolutiva do hospedeiro a um parasitoide. A diferença no tamanho da população do parasitoide no fim do experimento entre a gaiola de controle na qual a população hospedeiro não poderia evoluir (a) e a gaiola experimental na qual ela poderia evoluir (b) indicou a efetividade da resposta evolutiva do hospedeiro.

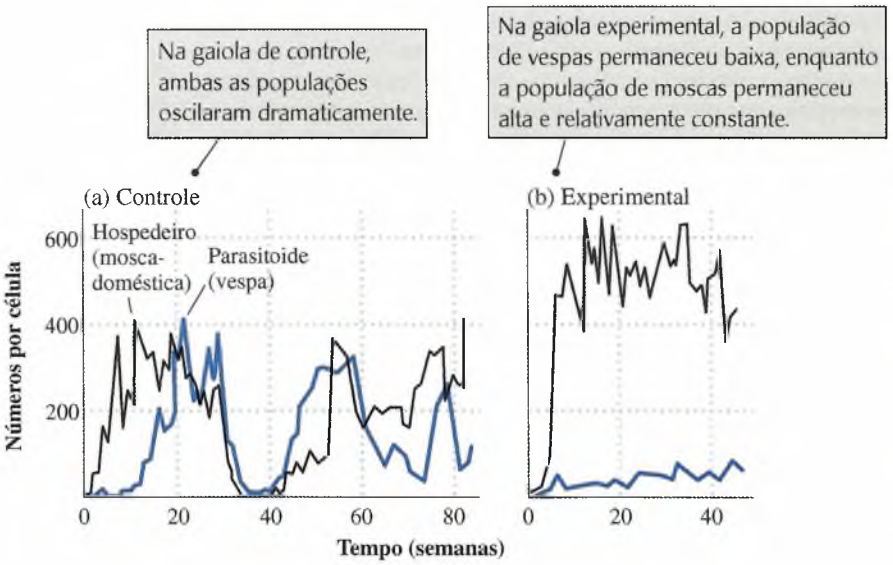


FIG. 17.9 As mudanças na população no sistema parasitoide–hospedeiro de Pimentel demonstraram que as populações evoluem uma em resposta à outra. As moscas-domésticas e as vespas parasitoides foram colocadas juntas em gaiolas populacionais de trinta células. Os números de moscas e vespas por célula, assim como o padrão do ciclo populacional, diferiram entre a gaiola de controle (a) na qual a população de mosca não tinha experiência prévia com a vespa, e a gaiola experimental (b), na qual a população de moscas tinha sido previamente exposta ao parasitismo da vespa. Segundo D. Pimentel, *Science* 159:1432–1437 (1968).

neceu baixa, e as moscas atingiram um nível populacional alto e relativamente constante (Fig. 17.9). Este resultado reforça fortemente a conclusão, tirada de experimentos anteriores, de que as moscas hospedeiras tinham desenvolvido resistência às vespas parasitoides. Infelizmente, nenhuma informação foi coletada neste experimento sobre a resposta das vespas experimentais ao aumento da resistência em suas moscas hospedeiras.

A coevolução nos sistemas planta–patógeno revela interações genótipo–genótipo

A sugestão de que as populações de consumidores e de recursos evoluem umas em resposta às outras pressupõe que cada uma contém uma variação genética para os atributos que influenciam suas interações. No caso da interação vespa–mosca, ficou claro que uma evolução tinha ocorrido, mas a base genética da mudança evolutiva não pode ser determinada. Isto tinha sido menos um problema nos estudos de plantações e seus patógenos. Nestes sistemas, a diferença entre virulência e não virulência pode depender de um único gene, como o modelo de Mode assumiu, e assim se adapta a uma análise genética simples mendeliana.

Os geneticistas de plantas desenvolveram linhagens de espécies, como uma de trigo, que são resistentes a linhagens genéticas específicas de patógenos, tais como a ferrugem (fungo). Estas linhagens de plantações diferem umas das outras pelo fato de serem suscetíveis ou resistentes à infecção por determinadas linhagens da ferrugem. Ao longo do curso dos programas de aprimoramento de plantações, quando novas linhagens de ferrugem aparecem na área, os geneticistas de plantas selecionam novas linhagens resistentes da plantação expondo populações experimentais ao patógeno. Contudo, novas linhagens de patógenos continuam a aparecer, seja por migração ou por mutação, criando uma mudança evolutiva contínua no sistema.

As raças genéticas da ferrugem-do-trigo são distinguidas tanto por suas características fisiológicas quanto por sua virulência quando testadas em linhagens de trigo contendo diferentes alelos resistentes. A maioria das linhagens virulentas numa única raça fisiológica de ferrugem difere por apenas um gene. Um levantamento da ferrugem-do-trigo (*Puccinia graminis*) no Canadá revelou que novos genes virulentos aparecem de tempos em tempos e que, quando isso acontece, a nova linhagem de ferrugem dizima as plantas em poucos anos (Fig. 17.10). O sistema ferrugem–trigo contém o elemento essencial da coevolução visualizado por Mode: uma interação entre os ajustamentos dos genótipos de hospedeiro e patógeno. O sistema é mantido ativo pela introdução de novos genes virulentos pela mutação na ferrugem, e talvez por novos genes resistentes no trigo, embora os últimos sejam muito mais controlados pelos geneticistas de plantas atualmente.

As diferenças na expressão (e ajustamento) dos genótipos em uma espécie que dependem dos genótipos de outra são chamadas de **interações genótipo–genótipo**. Estas interações têm sido encontradas em muitos sistemas naturais e podem terminar por ser a regra nas populações de plantas e herbívoros e de hospedeiros e patógenos. A genética da maioria das defesas das plantas é difícil de estudar em tanto detalhe quanto foi feito com os genes de resistência do trigo, mas os efeitos genéticos podem, por outro lado, ser detectados. D. N. Alstad e G. F. Edmunds Jr., na Universidade de Minnesota, mostraram que a variação nas defesas contra os herbívoros entre árvores de pinheiro é acompanhada pela variação nos genótipos dos insetos cochonilhas que os infestam (Fig. 17.11). As cochonilhas são extremamente sedentárias; elas apresentam tão pouco movimento que as populações se desenvolvem independentemente em cada árvore. Alstad e Edmunds tiraram essa conclusão do sucesso diferente de cochonilhas experimentais transferidas entre as árvores e entre os galhos da mesma árvore. A taxa de sobrevivência das cochonilhas transferidas entre as árvores foi muito mais baixa do que aquela dos controles transferidos entre os galhos de uma mesma árvore. As diferenças entre árvores, e entre populações locais de cochonilhas, são provavelmente genéticas, e assim a descoberta provavelmente representa um caso de interação genótipo–genótipo. Ela poderia também representar um caso de coevolução estrita se as árvores respondessem geneticamente às infestações das cochonilhas. É importante realçar que nem todas as respostas evolutivas representam uma coevolução estrita entre duas populações. Contudo, podemos concluir que a evolução da maioria das espécies é impulsionada em parte por suas interações com seus consumidores, recursos, competidores e mutualistas.

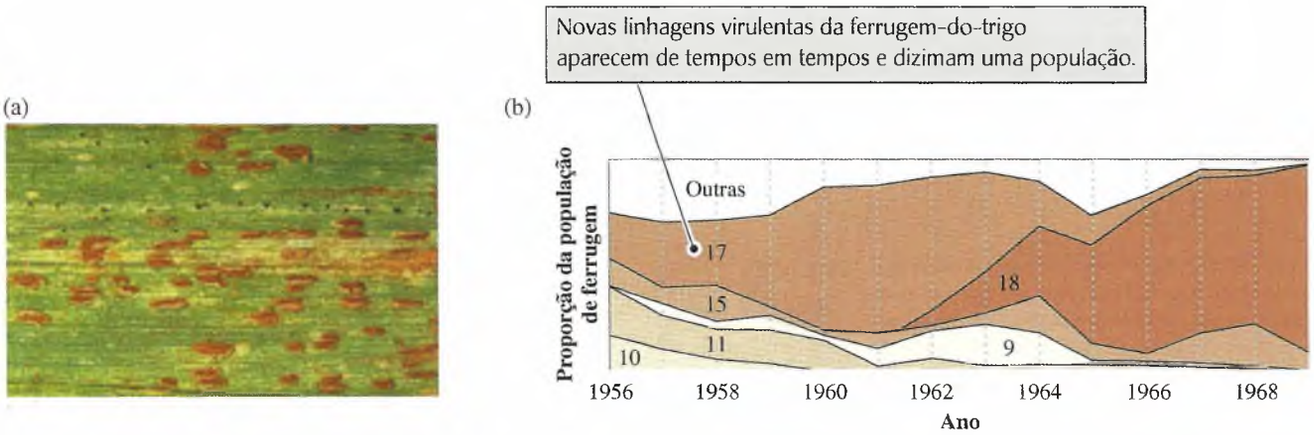


FIG. 17.10 A coevolução envolve uma interação entre o ajustamento geneticamente influenciado de um hospedeiro e o de seu parasita ou patógeno. (a) A ferrugem-do-trigo (*Puccinia graminis*) crescendo sobre o trigo. (b) As proporções relativas das diferentes virulências de linhagens nesta ferrugem (indicada por números diferentes no gráfico) infectando o trigo canadense têm mudado ao longo do tempo. Segundo G. J. Green, *Can. J. Bot. 53*:1377–1386 (1975); fotografia cortesia de Gary Munkvold.

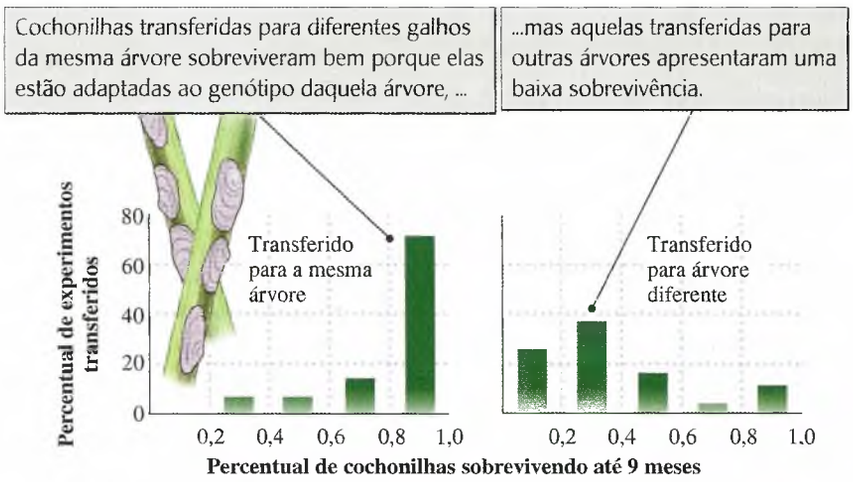


FIG. 17.11 Variação genética num hospedeiro pode acompanhar a variação genética no patógeno. A taxa de sobrevivência das cochonilhas diminui marcantemente quando elas são movidas de uma árvore sobre a qual sua população evoluiu. Segundo G. F. Edmunds e D. N. Alstad, *Science* 199:941–945 (1978).

As populações de consumidores e de recursos podem atingir um estado evolutivo estacionário

Como as populações de consumidores e de recursos evoluem continuamente em resposta à seleção por seus antagonistas, nós poderíamos pensar sobre o resultado final destas interações: a evolução para algum dia? No caso da interação trigo–ferrugem, que produz coevolução estrita entre virulência e resistência, o sistema parece destinado a ciclar interminavelmente através de diferentes genótipos de cada espécie. Por outro lado, quando uma espécie interage com muitas outras simultaneamente, nenhum fator de virulência ou resistência único deve provavelmente possuir uma vantagem sobre todos os outros. Neste caso, a capacidade de patógenos virulentos trocarem para uma espécie de hospedeiro mais abundante, proporcionando à população reduzida de hospedeiros uma chance de se recuperar, poderia levar à persistência de um estado de equilíbrio de diversidade genética. A coevolução estrita pode produzir retardos de tempo, porque cada população responde a somente uma outra população, e as mudanças cíclicas nas frequências de genes podem resultar daí, da mesma forma que os ciclos predador–presa são mais prevalecentes em sistemas ecológicos mais simples. Quando múltiplas populações de consumidores e de recursos afetam umas às outras simultaneamente, os retardos de tempo são menos importantes do que aqueles típicos de interações um para um.

A despeito de as relações coevolutivas serem estritas ou difusas, não é provável que as populações de consumidores ou as de recursos venham a tomar a dianteira na longa corrida. A maioria dos sistemas ecológicos evolui em direção ao estado estacionário no qual a evolução continua, mas as taxas de exploração dos recursos pelos consumidores permanecem mais ou menos constantes. À medida que a taxa na qual as populações de recurso são exploradas aumenta, assim também aumenta a força potencial da seleção sobre aquelas populações por novas adaptações para escapar ou evitar os consumidores, pelo menos até os limites estabelecidos pela estabilidade de variação genética. A taxa na qual tais novas adaptações evoluem numa população de recurso poderia variar em proporção direta à taxa na qual é explorada (Fig. 17.12). Assim, qualquer vantagem que um consumidor desenvolva sobre a sua população de recurso deveria ser somente temporária.

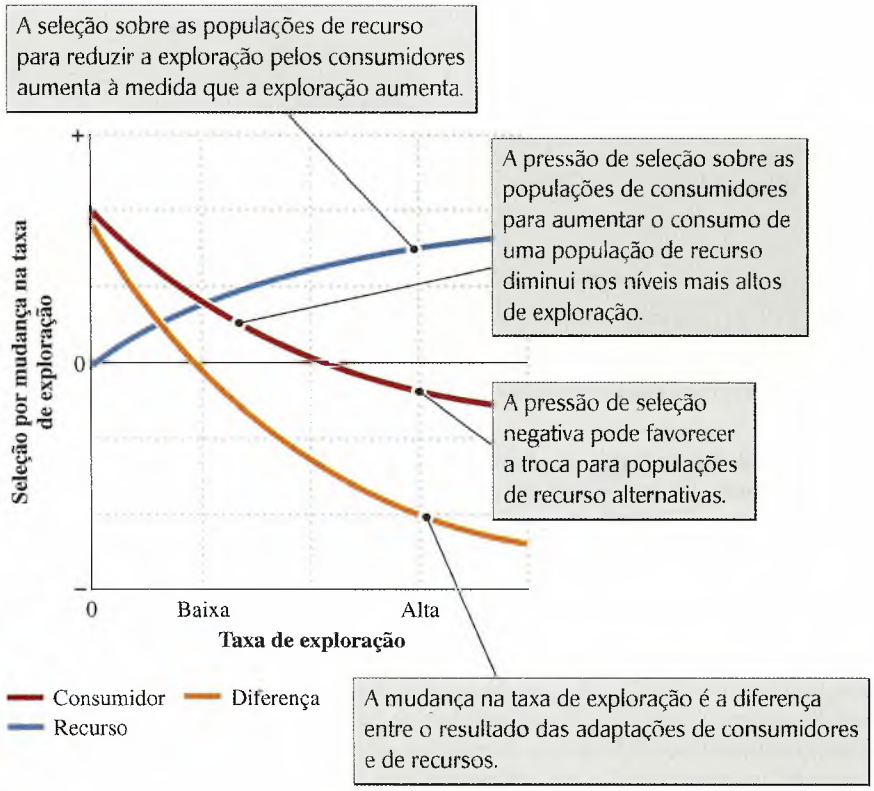


FIG. 17.12 A taxa de exploração influencia a taxa de evolução nas populações de consumidores e de recursos. A coevolução consumidor–recurso atinge um estado estacionário quando a taxa de mudança na taxa de exploração se iguala a zero; isto é, quando as consequências populacionais das adaptações de consumidores e de recursos se equilibram.

A força da seleção por novas adaptações nos consumidores para explorar seus recursos deveria variar de um modo oposto. Quando uma determinada população de recurso não é fortemente explorada, as adaptações dos consumidores que os capacitam a usar aquele recurso são seletivamente favorecidas, e sua exploração daquele recurso aumenta. À medida que a exploração aumenta, contudo, aquela população de recurso é reduzida, e aumentos adicionais na eficiência dos consumidores têm pouco valor seletivo. Taxas muito altas de consumo poderiam concebivelmente favorecer os consumidores que mudassem suas dietas em direção a outras populações de recurso mais abundantes. Assim, a evolução poderia favorecer *menos* eficiência no uso de uma determinada população de recurso por uma população consumidora em consequência das adaptações para explorar uma outra população de recurso mais abundante.

No modelo simples mostrado na Fig. 17.12, as taxas de adaptação de consumidores e de recursos podem atingir um estado estacionário evolutivo no qual a seleção sobre a população de recurso por adaptações para reduzir o consumo equilibra a seleção sobre a população consumidora por adaptações para aumentá-lo. Quando as adaptações do consumidor são relativamente eficientes e a população de recurso é explorada em altas taxas, a seleção sobre ela tende a aprimorar seus mecanismos de evitação mais rápido do que a seleção sobre a população do consumidor aumenta sua capacidade de explorar a população de recurso. Inversamente, quando a taxa de exploração é baixa, a população de recurso evolui mais lentamente do que a população consumidora. O equilíbrio entre estas influências poderia resultar numa taxa relativamente constante de exploração, a despeito das adaptações específicas de consumidores e recursos. Como em qualquer estado estacionário, ambos os antagonistas continuamente evoluem para manter o equilíbrio, assim como as nações continuamente evoluem novas armas de defesas para manter um equilíbrio na corrida de armas. Este modelo é um exemplo da Hipótese da Rainha Vermelha, que discutimos no contexto da manutenção evolutiva da reprodução sexuada em populações (veja o Capítulo 8).

Os experimentos de Pimentel sobre as interações parasitoide–hospedeiro, discutidos anteriormente, ilustram a dinâmica deste estado estacionário consumidor–recurso. A mosca-doméstica (hospedeira) e a vespa *Nasonia* (parasitoide) indubitavelmente atingiram um estado estacionário evolutivo em seu ambiente natural. Quando trazidas para o laboratório, as vespas foram capazes de explorar as populações de moscas numa taxa muito alta porque gastavam pouco tempo para procurar as hospedeiras no ambiente simplificado das gaiolas populacionais. Montar estas condições experimentais foi equivalente a mudar a taxa de exploração das moscas-domésticas pelas vespas muito acima do estado estacionário na Fig. 17.12. Esta mudança aumentou a seleção sobre as moscas para escapar do parasitismo muito mais do que aumentaria a seleção sobre as vespas para um aumento adicional em sua exploração das hospedeiras. Consequentemente, a capacidade das moscas-domésticas em escapar das parasitoides aumentou, e o nível de exploração pelas vespas diminuiu em direção a um novo estado estacionário.

A capacidade competitiva responde à seleção

Os competidores, como os predadores e as presas, exercem uma pressão de seleção um sobre o outro. Sob um certo cenário, os competidores são selecionados para divergir um do outro em termos dos recursos que eles consomem. Um indivíduo que usa recursos não vistos por uma outra espécie pode desfrutar de uma maior disponibilidade de recursos e assim um ajustamento maior.

Este cenário, ao qual retornaremos na seção seguinte, difere da coevolução em relações antagonistas e mutualistas porque a evolução de uma espécie não é uma resposta a uma determinada mudança adaptativa em seu competidor. Em vez disso, ela é um efeito indireto aplicado através dos recursos (ou através dos consumidores no caso de competição aparente) que dirige a evolução dos competidores.

Em última instância, contudo, a força impulsionadora mais importante de aprimoramentos na capacidade competitiva é a seleção por aumento de eficiência do uso de recurso. A evolução da eficiência do uso de recurso é diferente da coevolução no sentido de que ela aconteceria na ausência de uma espécie competidora apenas devido à competição em sua própria população. Contudo, espécies em competição influenciam o modo exato pelo qual a eficiência pode ser aprimorada por causa de seus efeitos sobre a disponibilidade dos recursos.

Demonstrando a variação genética na capacidade competitiva

Às vezes mudanças genéticas que influenciam a capacidade competitiva se expressam no fenótipo tão sutilmente que não podemos detectá-las por exame direto dos atributos dos indivíduos. Em vez disso, elas devem ser inferidas das mudanças no resultado da competição em resposta às mudanças no ambiente competitivo. Diversos experimentos usaram esta abordagem para demonstrar a variação genética da capacidade competitiva, e assim o potencial para a capacidade competitiva evoluir.

Num experimento pioneiro, o geneticista de população Francisco Ayala estabeleceu duas espécies de moscas-de-fruta, *Drosophila serrata* e *D. nebulosa*, em gaiolas populacionais no laboratório. As populações rapidamente atingiram um padrão de coexistência estável, com 20%–30% de *D. serrata* e 70%–80% de *D. nebulosa* em cada gaiola. Numa gaiola, contudo, a frequência de *D. serrata* começou a aumentar após a 20ª semana e atingiu cerca de 80% na 30ª semana, revertendo a predominância inicial de *D. nebulosa*.

No segundo experimento, Ayala removeu indivíduos de ambas as espécies das populações competidoras após a 30ª semana e as testou contra estoques de moscas que não tinham sido mantidas em culturas de espécies únicas. Ele descobriu que a capacidade competitiva de cada espécie aumentou após a exposição à outra no primeiro experimento de competição. Quando a capacidade competitiva dos indivíduos de *D. serrata* de uma gaiola na qual a espécie predominou foi testada contra aquela dos estoques não selecionados de *D. nebulosa*, *D. serrata* novamente mostrou uma capacidade competitiva superior. As adaptações específicas responsáveis pelas mudanças da capacidade competitiva não foram determinadas. Elas poderiam concebivelmente incluir um aumento na eficiência do uso de um recurso alimentar, o número de filhotes produzidos por unidade de alimento consumido, a resistência a um patógeno comum (competição aparente) ou maior sobrevivência em qualquer estágio do ciclo de vida.

Uma generalização que surge disso e de experimentos semelhantes é que as populações esparsas podem desenvolver uma capacidade de competir contra outras espécies mais rapidamente do que as populações densas. Por quê? Uma possibilidade é que as adaptações necessárias para competir bem contra indivíduos da *mesma* espécie conflitam com aquelas necessárias para competir bem com *outra* espécie. As populações esparsas têm menos necessidade de adaptações para competição intraespecífica, e, assim, quanto mais raras as experiências de dois competidores, mais forte a seleção para uma capacidade competitiva interespecífica aumentada. Retornaremos ao trabalho de David Pimentel para evidências de que um competidor raro pode desenvolver uma capacidade competitiva (julgada pela densidade populacional relativa) sobre um adversário anteriormente superior.

ECÓLOGOS EM CAMPO

De volta da beira da extinção. David Pimentel e seus colegas conduziram experimentos de laboratório com moscas para determinar se a espécie apresenta mudanças evolutivas dependentes da frequência em sua capacidade competitiva. Em outras palavras, pode uma espécie, à medida que é excluída por uma outra e se torna rara, desenvolver uma capacidade competitiva interespecífica maior rápido o bastante para tomar a dianteira? Para seus experimentos, os investigadores escolheram a mosca-doméstica (*Musca domestica*) e a mosca-varejeira (*Phaenicia sericata*) (Fig. 17.13), que têm requisitos ecológicos semelhantes e comparáveis ciclos de vida (cerca de 2 semanas). Ambas as espécies se alimentam de fezes e carcaças na natureza e são encontradas frequentemente juntas dos mesmos recursos alimentares. As moscas foram criadas em pequenas gaiolas populacionais, com uma mistura de ágar e fígado provido como alimento para as larvas e açúcar para os adultos.

Os resultados dos quatro experimentos de competição iniciais usando indivíduos de populações de moscas-domésticas selvagens e moscas-varejeiras terminaram divididos, com cada uma das espécies vencendo duas vezes. O tempo de extinção médio para a mosca-varejeira, quando a mosca-doméstica venceu, foi de 92 dias; e foi de 86 dias para a mosca-doméstica quando a mosca-varejeira venceu. Os investigadores concluíram que as duas espécies têm capacidade competitiva semelhante, mas que as pequenas gaiolas não permitiam que decorresse tempo suficiente para uma mudança evolutiva antes que uma dessas espécies fosse excluída.

Para prolongar a interação mosca-doméstica–varejeira, Pimentel e colaboradores iniciaram uma população mista numa gaiola populacional de 16 células, cada uma consistindo em gaiolas simples de quatro fileiras com conexões entre elas (Fig. 17.14). Sob estas circunstâncias, as populações de moscas-domésticas e

FIG. 17.13 Duas espécies de mosca foram usadas nos estudos de competição de Pimentel. A mosca-varejeira (mostrada aqui) e a mosca-doméstica são frequentemente encontradas sobre os mesmos recursos alimentares na natureza. Cortesia de L. Higley, University of Nebraska, Lincoln.

FIG. 17.14 Pimentel usou uma gaiola populacional de 16 células para estudar a competição entre as espécies de mosca. Note os frascos com alimento larval em cada gaiola e as passagens conectando as células. Os objetos escuros concentrados nas células superiores à direita são pupas de mosca. Cortesia de D. Pimentel; de D. Pimentel et al., *Am. Nat.* 99:97–109 (1965).

varejeiras coexistiram por quase 70 semanas. As moscas-domésticas eram mais numerosas inicialmente, mas as duas espécies mostraram uma notável reversão de números em cerca de 50 semanas, e as varejeiras tinham excluído as domésticas no fim do experimento (Fig. 17.15).

Após 38 semanas, quando a população de varejeiras ainda era baixa, e apenas algumas poucas semanas antes de seu súbito aumento, os indivíduos de ambas as espécies foram removidos da gaiola populacional e testados em competição um com o outro e com linhagens selvagens de domésticas e varejeiras. Varejeiras selvagens capturadas mostraram ser competidoras inferiores contra ambas as domésticas selvagens e experimentais da gaiola de população. Mas as varejeiras que foram removidas da gaiola de população em 38 semanas consistentemente excluíram ambas as populações selvagens e experimentais da doméstica em experimentos de competição. Aparentemente, a população de varejeiras experimentais desenvolveu uma capacidade competitiva superior enquanto ela era rara e à beira da exterminação.

Estudos de laboratório subsequentes de organismos modelos, como as moscas-de-fruta (*Drosophila*), os besouros-da-farinha (*Tribolium*) e o agrião orelha-de-rato (*Arabidopsis*), têm consistentemente demonstrado respostas evolutivas, e assim variação genética na capacidade competitiva. Contudo, os atributos específicos envolvidos na maioria destes casos não são bem compreendidos. Como o resultado da competição depende de quão eficientemente cada espécie explora os recursos compartilhados, muitos atributos têm potencial de influenciar a capacidade competitiva.

Estudos de evolução de capacidade competitiva têm aplicações práticas para as ciências da agricultura, nas quais a reprodução de bons competidores é uma meta importante. Cultivar linhagens de plantações com capacidades competitivas superiores pode reduzir as perdas das plantações para ervas competidoras enquanto reduz a necessidade de herbicidas e outras intervenções caras, não amigáveis e ambientalmente ruins. Por exemplo, a planta do arroz compete com outras espécies de plantas exsudando compostos alelopáticos secundários de suas raízes no subsolo. As linhagens de arroz variam em sua capacidade de inibir o crescimento de outras plantas dessa forma, e esta variação tem uma base genética. Assim, poderia ser possível selecionar uma linhagem de arroz que suprime as ervas através de competição direta enquanto ainda retendo um alto nível de produção de sementes.

Deslocamento de caractere

Como vimos, a teoria sugere que se os recursos são suficientemente variados, os competidores poderiam divergir para se especializar em fontes diferentes. A especialização poderia reduzir o grau no qual cada espécie usa o mesmo recurso que seu competidor. Assim, a especialização reduz a competição e promove a coexistência. Se a competição exerce uma pressão de seleção na natureza, então devemos encontrar evidências de que os competidores forçam as adaptações um do outro em direção à divergência.

Embora as espécies aparentadas que vivem juntas tendam a diferir na forma como usam o ambiente (usando diferentes recursos alimentares, por exemplo), não podemos assumir que essas diferenças evoluíram em consequência de sua história anterior de interação. Uma explicação alternativa é que cada uma

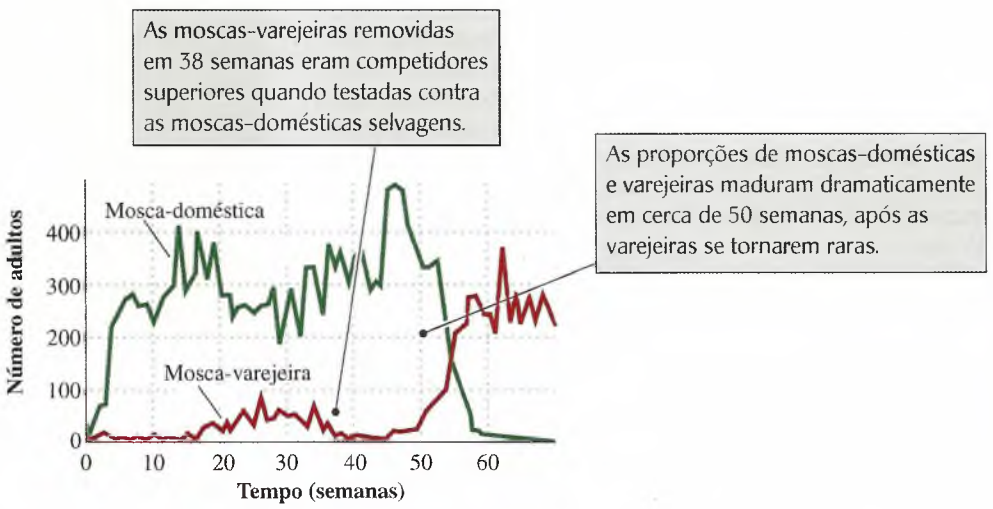


FIG. 17.15 Um competidor raro pode desenvolver uma capacidade competitiva superior. Quando Pimentel criou populações de moscas-domésticas e varejeiras numa gaiola populacional de 16 células, as moscas-varejeiras estiveram à beira do extermínio em 38 semanas, mas sobrepujaram as moscas-domésticas no fim do experimento. Segundo D. Pimentel et al., *Am. Nat.* 99:97–109 (1965).

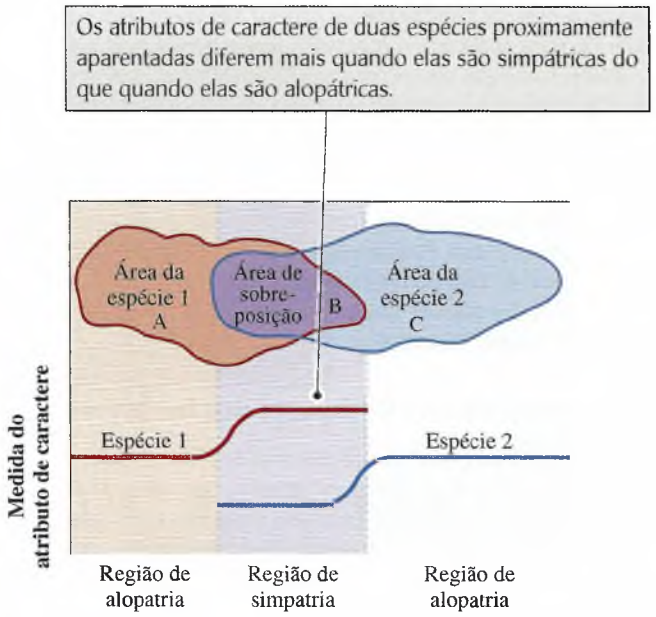


FIG. 17.16 O deslocamento de caractere é a divergência evolutiva de populações competidoras.

das espécies se tornou adaptada a recursos diferentes em diferentes lugares na ausência de competição entre elas, e quando suas populações subsequentemente se sobrepuseram em resultado de extensões de abrangência, aquelas diferenças ecológicas permaneceram.

Podemos evitar esta objeção comparando a ecologia de uma espécie onde ela ocorre com um competidor com sua ecologia onde aquele competidor está ausente. Quando duas espécies coexistem na mesma área geográfica, elas são chamadas de **simpátricas**; onde suas abrangências não se sobrepõem, de **alopátricas**. Suponha que a espécie 1 ocorra nas áreas A e B, e a espécie 2 ocorra nas áreas B e C (Fig. 17.16). As populações das duas espécies na área B são simpátricas; a população da espécie 1 na área A é alopátrica em relação à população da espécie 2 na área C. Se as áreas A, B e C todas têm condições ambientais e *habitats* semelhantes também, e se a competição causou a divergência, esperaríamos que as populações simpátricas das espécies 1 e 2 na área B diferissem mais entre si do que cada uma das populações alopátricas nas áreas A e C uma em relação à outra. Este padrão é chamado de **deslocamento de caracteres**.

Os ecólogos discordam sobre a prevalência do deslocamento de caractere na natureza. Alguns exemplos parecem se ajustar no padrão, contudo. Um desses envolve o tentilhão-do-solo

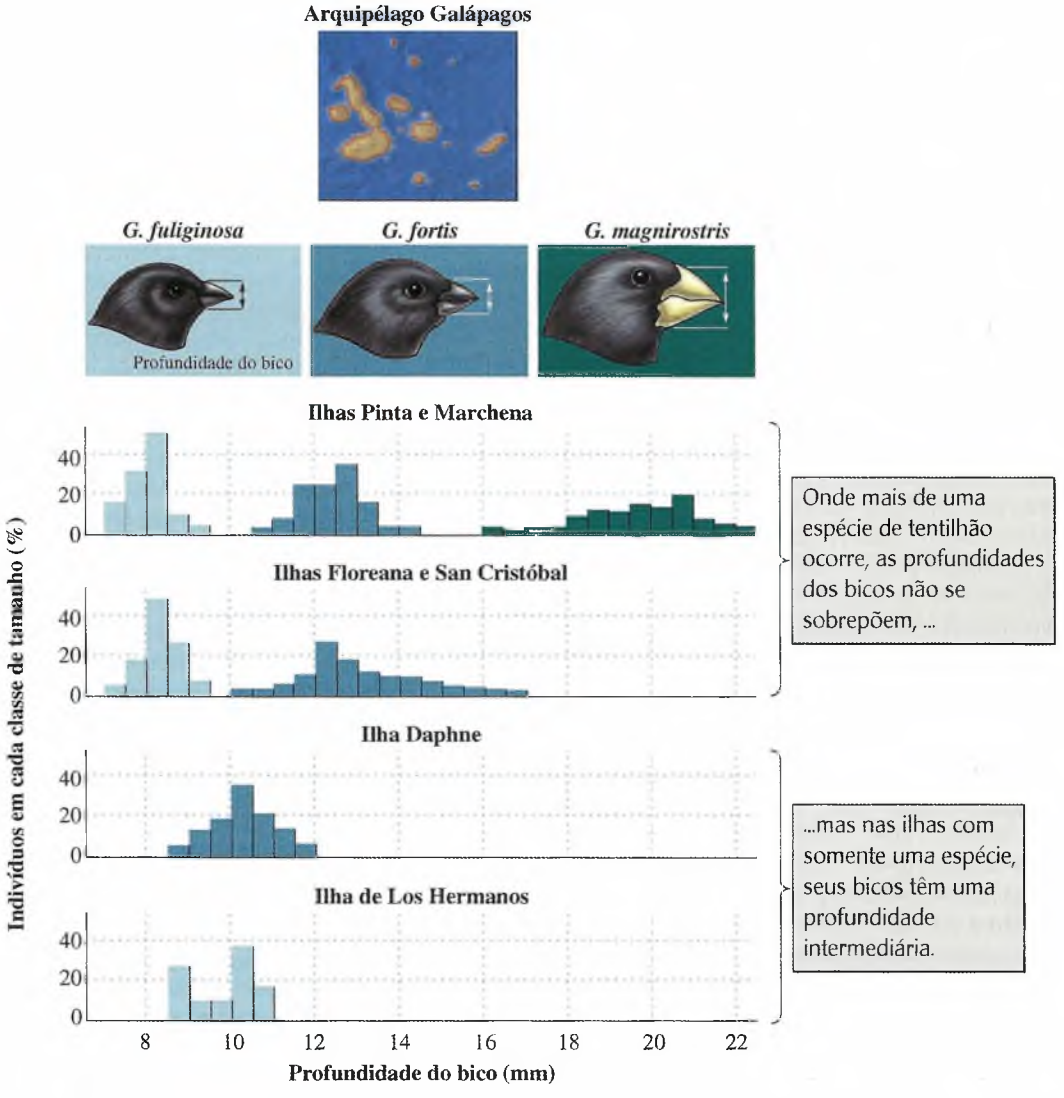


FIG. 17.17 Os tamanhos dos bicos dos tentilhões-do-solo de Galápagos ilustram o deslocamento de caractere. A variação da profundidade do bico de cada espécie de tentilhão-de-solo (*Geospiza*) varia com o número das outras espécies com as quais ela coexiste numa ilha. Segundo D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge University Press, Cambridge (1947).

(*Geospiza*) do arquipélago Galápagos (veja o Capítulo 6). Nas ilhas com mais de uma espécie de tentilhão, os bicos das espécies normalmente diferem em tamanho, indicando diferentes intervalos de tamanho do alimento preferido. Por exemplo, na Ilha Marchena e na Ilha Pinta, os intervalos de variação do tamanho do bico das três espécies residentes de tentilhão-do-solo não se sobrepõem (Fig. 17.17). Em Floreana e San Cristóbal, as duas espécies residentes, *G. fuliginosa* e *G. fortis*, têm bicos de tamanhos diferentes. Na Ilha Daphne, contudo, onde *G. fortis* ocorre sozinha, seu bico é de tamanho intermediário entre aquele das duas espécies em Floreana e San Cristóbal. Na Ilha Los Hermanos, *G. fuliginosa* ocorre sozinha, e seu bico também é de tamanho intermediário.

O tentilhão-do-solo de Galápagos claramente ilustra a influência diversificadora da competição, porque as espécies diferentes estão distribuídas diferentemente nas pequenas ilhas do arquipélago: algumas ilhas têm duas ou três espécies e algumas somente uma. Em muitos outros casos, contudo, é difícil saber se as diferenças entre as duas espécies surgiram por causa da competição entre elas ou se evoluíram em resposta à seleção por um ou por outros fatores ambientais em diferentes lugares, e então foram mantidas quando as populações restabeleceram contato. Na maioria dos casos, as diferenças genéticas associadas com a formação de novas espécies se desenvolvem em alopatria; assim, por que não as diferenças que possibilitam às duas espécies evitar uma forte competição? Em quaisquer dos casos, a coexistência depende em certo grau da diferença ecológica entre as espécies competidoras, seja ela atingida em alopatria ou como consequência evolutiva de competição em simpatria.

A coevolução envolve respostas evolutivas mútuas por populações interagindo

A coevolução implica respostas evolutivas recíprocas entre os pares de populações, como vimos, por exemplo, na interação genótipo–genótipo entre o trigo e seu patógeno, a ferrugem-do-trigo. Tais casos proporcionam os exemplos mais diretos de coevolução porque os atributos são simples e compreendemos as mudanças genéticas envolvidas. A coevolução pode também conectar mudanças em conjuntos inteiros de atributos nas espécies interagindo, tais como as adaptações exigidas de flores e seus polinizadores para formar um mutualismo de polinização estrito. Nesses casos, torna-se difícil discernir a ordem na qual as adaptações ocorreram ou as mudanças específicas em uma das espécies interagindo que selecionou a resposta de mudança na outra. Às vezes, de fato, as adaptações complementares entre pares ou pequenos grupos de espécies têm sido atribuídas à coevolução sem qualquer evidência na história evolutiva da relação. Como no caso da divergência entre as espécies que competem, uma associação íntima entre espécies diferentes não necessariamente significa que elas tenham evoluído em consequência das interações recíprocas.

Considere o mutualismo no qual as formigas protegem os afídeos e as cigarrinhas dos predadores e, em troca, coletam as gotas de mel nutritivas que aqueles insetos excretam. Este mutualismo formiga–homóptero tem todos os elementos de coevolução, mas como podemos nos certificar de que as adaptações de todos os participantes evoluíram uma em resposta à outra? A maioria dos insetos que sugam fluidos de plantas produzem grandes volumes de excreções dos quais eles não extraem ou não podem extrair todos os nutrientes. Portanto, sua produção de gota de mel pode simplesmente refletir sua dieta, em vez de ter evoluído para encorajar a proteção pelas formigas. Por sua parte, muitas formigas são generalistas vorazes que provavelmente atacarão qualquer inseto que encontrem; elas podem não precisar de motivação especial para deter os predadores dos afídeos e das cigarrinhas. Por que, então, as formigas não comem os afídeos e as cigarrinhas que protegem? Talvez esta restrição seja um atributo evoluído das formigas que facilita o mutualismo formiga–homóptero. Por outro lado, poderia ter surgido como uma extensão do comportamento comum da formiga de defender as estruturas das plantas que produzem néctar, tais como flores ou nectários especializados.

Defesas das plantas e resposta dos herbívoros

A melhor evidência da coevolução vem da reconstrução das histórias evolutivas dos atributos em grupos coevoluindo de organismos. Considere a troca de produtos químicos entre a larva dos besouros-bruxídeos e as sementes das leguminosas (membros da família da ervilha) que eles consomem. Os bruxídeos adultos depositam seus ovos nas sementes em desenvolvimento. A larva então cava e se enterra nas sementes, que elas consomem à medida que crescem. A maioria das sementes de legumes contém compostos secundários que inibem as enzimas digestivas dos herbívoros e insetos. Embora estas toxinas proporcionem uma defesa bioquímica efetiva contra a maioria dos insetos, muitos besouros-bruxídeos têm vias metabólicas que ou contornam as toxinas ou são insensíveis a elas. Entre as espécies de leguminosas, contudo, a soja aparece como sendo resistente ao ataque mesmo pela maioria das espécies de bruxídeos. Quando os bruxídeos depositam seus ovos na soja, as larvas morrem logo após cavarem para dentro da pele da semente. Os químicos isolados da soja inibem o desenvolvimento de larvas de bruxídeos em situações experimentais.

As sementes da grande leguminosa tropical *Dioclea megacarpa* contêm um aminoácido não proteico chamado de L-canavanina, que é tóxico para a maioria dos insetos. Ele é incorporado na proteína do inseto no lugar do aminoácido arginina, com o qual ele se assemelha intimamente. Contudo, uma espécie de bruxídeo que se alimenta desta planta, *Caryedes brasiliensis*, possui enzimas que discriminam entre a L-canavanina e a arginina durante a formação da proteína, assim como as enzimas que degradam a L-canavanina para formas que podem ser usadas como uma fonte de nitrogênio. Assim, parece que para cada defesa, um novo contra-ataque pode ser criado. Como *Dioclea megacarpa* evoluiu num grupo de leguminosas que carecem de L-canavanina, e como *Caryedes brasiliensis* evoluiu num grupo de besouros que não pode discriminar entre aminoácidos tóxicos e normais, suas adaptações parecem representar uma evolução recíproca.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Um contra-ataque para cada defesa. Para avaliar se as relações entre os insetos e suas plantas hospedeiras são exemplos de coevolução, o biólogo May Berenbaum, da Universidade de Illinois, estudou um sistema planta–herbívoro no Estado de Nova York com algumas semelhanças com a interação do besouro-bruxídeo–legume. As umbelíferas (membros da família da salsa; Fig. 17.18a) produzem muitos químicos defensivos, entre os mais proeminentes dos quais estão as furanocumarinas. A via biossintética desses compostos leva do ácido paracumárico (que, sendo um precursor da lignina, é encontrado em virtualmente todas as plantas) para as hidroxicumarinas e finalmente para as furanocuma-

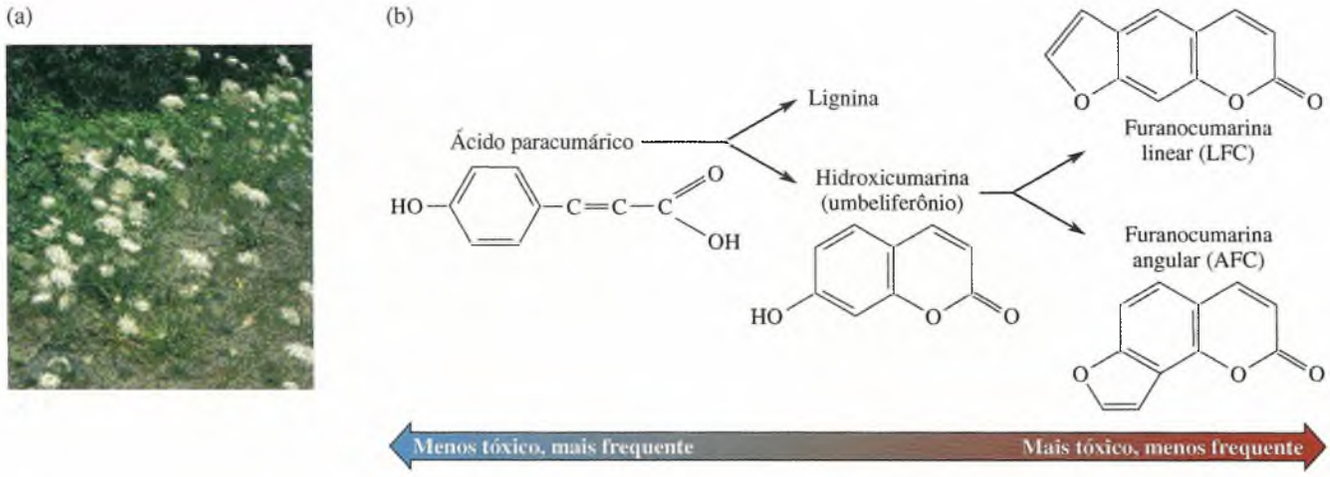


FIG. 17.18 Os compostos secundários das plantas e a resistência dos herbívoros podem ter coevoluído. As gerações taxonômicas entre certas umbelíferas, que produzem químicos defensivos chamados furanocumarinas, e entre insetos que podem se alimentar dessas plantas sugerem que estas plantas e os herbívoros coevoluíram. (a) A cenoura-silvestre (*Daucus carota*) é uma umbelífera familiar. (b) À medida que se procede para baixo na via biossintética até as furanocumarinas, a toxicidade dos químicos aumenta, e o número de espécies de plantas que as sintetizam diminui. Fotografia (a) de Alfred Brousseau, cortesia de Saint Mary's College of California.

rinas, que ocorrem em duas formas químicas, as furanocumarinas lineares (LFCs) e as angulares (AFCs) (Fig. 17.18b). À medida que se procede para baixo nesta via biossintética, a toxicidade aumenta. As hidroxicumarinas têm algumas propriedades que são tóxicas para os herbívoros; os LFCs interferem com a replicação de DNA na presença de luz ultravioleta; e os AFCs interferem com o crescimento do herbívoro e a reprodução de forma bastante genérica.

O mais tóxico destes químicos ocorre entre as menores famílias de plantas. O ácido paracumárico está presente entre as plantas, ocorrendo em pelo menos cerca de 100 famílias, enquanto somente 31 famílias possuem as hidroxicumarinas. Os LFCs são restritos a oito famílias de plantas e estão amplamente distribuídos em somente duas: as umbelíferas e as rutáceas (a família cítrica). Os AFCs são conhecidos somente em dois gêneros de legumes e dez de umbelíferas.

Entre as espécies umbelíferas herbáceas no Estado de Nova York, algumas (especialmente aquelas que crescem em bosques com baixos níveis de luz ultravioleta) não possuem furanocumarinas, outras contêm somente LFCs e algumas contêm tanto LFCs quanto AFCs. Os levantamentos de Berenbaum dos insetos herbívoros coletados destas espécies vegetais revelaram diversos padrões interessantes: (1) as plantas hospedeiras contendo tanto AFCs quanto LFCs foram, um tanto quanto surpreendentemente, atacadas por mais espécies de insetos herbívoros do que as plantas com somente LFCs ou sem furanocumarinas; (2) os insetos herbívoros encontrados em plantas AFC tendem a ser especialistas extremos em dietas, a maioria sendo encontrada em não mais do que três gêneros de plantas; e (3) estes especialistas tenderam a ser abundantes comparados com os poucos generalistas encontrados nas plantas AFC e comparados com todos os herbívoros encontrados em plantas LFC ou em umbelíferas que não têm furanocumarinas.

Embora os LFCs e (especialmente) os AFCs efetivamente tenham detido a maioria dos insetos herbívoros, alguns gêneros de insetos que evoluíram para tolerar químicos têm obviamente se tornado especialistas de sucesso. Pode-se fazer um caso sólido para a coevolução aqui. A distribuição taxonômica de hidroxicumarinas, LFCs e AFCs ao longo da família umbelífera sugere que as plantas que contêm LFCs são um subconjunto daquelas contendo hidroxicumarinas, e que aquelas contendo AFCs são um subconjunto ainda menor daquelas contendo LFCs. Este padrão é consistente com uma sequência evolutiva de defesas das umbelíferas crescentemente tóxicas progredindo das hidroxicumarinas para os LFCs e AFCs. Além do mais, os insetos que se especializam em plantas contendo LFCs pertencem aos grupos que caracteristicamente se alimentam de plantas contendo hidroxicumarinas, e aqueles que se especializam em plantas contendo AFCs têm parentes próximos que podem se alimentar de plantas contendo LFCs. Estes padrões taxonômicos são consistentes com a evolução dentro do sistema.

Esta história de evolução de defesas químicas por plantas e a resistência àquelas defesas por certos grupos de insetos é um tanto conjectural, baseado na lógica das relações evolutivas dos táxons envolvidos. Não temos meios de observar diretamente tais interações evolutivas se desdobrando; a evolução ocorre muito lentamente nos sistemas naturais. As inferências de Berenbaum sobre a evolução foram construídas sobre a ideia de que os atributos evolutivos mais antigos ou mais recentes (como ausência e presença de AFCs) podem ser encontrados entre parentes próximos se aqueles atributos estiverem conectados pela evolução. Esta lógica foi elaborada num ramo da biologia evolutiva conhecido como *reconstrução filogenética*, que usa as semelhanças e as diferenças entre as espécies para determinar suas relações evolutivas.

MAIS NA REDE *Inferindo a História Filogenética.* Como podemos reconstruir as relações evolutivas entre as espécies a partir de seus atributos?

Em alguns casos, longas associações entre grupos de organismos interagindo determinam o estágio para a coevolução. Em outros casos, as relações são recentes e mutáveis. Por exemplo, as larvas das borboletas da família Pieridae se alimentam de diversas plantas hospedeiras. Quando M. F. Braby e J. W. H. Trueman sobrepuseram a distribuição de plantas hospedeiras num diagrama de relações evolutivas entre as espécies de borboleta pierídeas, encontraram muitos casos de linhagens evolutivas que

MUDANÇA GLOBAL

Espécies de plantas invasoras e o papel dos herbívoros

A disseminação de espécies invasoras é uma das formas mais importantes pelas quais nosso mundo está mudando. É difícil saber exatamente quantos organismos são carregados pelos humanos a distantes partes do mundo, seja intencionalmente ou inadvertidamente, mas a maioria das espécies introduzidas falham em se estabelecer em seus novos locais, e entre aqueles que conseguem colocar um pé, poucas se espalham amplamente. Aquelas poucas, contudo, que se tornam suficientemente disseminadas e abundantes para ter grandes efeitos sobre os ecossistemas locais ainda se contam nas centenas de espécies. O sucesso destas espécies levanta a questão — que condições favorecem o estabelecimento de espécies invasoras? Se conhecêssemos a resposta, estaríamos numa posição melhor para controlar as espécies invasoras.

Ao longo dos anos, muitos ecólogos têm investigado as espécies de plantas exóticas e as condições que favorecem seu estabelecimento. Alguns de seus resultados sugerem que as plantas exóticas podem se espalhar por uma nova região porque elas deixaram para trás seus inimigos naturais, incluindo os herbívoros, parasitas e patógenos. Outros estudos que testaram essa hipótese "escapada do inimigo" têm resultados menos conclusivos. Quando os resultados de hipóteses em testes estão misturados, os ecólogos acham útil determinar se uma hipótese se sustenta, *em média*, ao longo de todos os estudos. Uma abordagem para encontrar um consenso entre os estudos é conduzir uma *meta-análise*, que considera todos os dados relevantes e codifica a intensidade média dos efeitos — neste caso, os dois antagonistas sobre as espécies invasoras.

John Parker e seus colegas da Georgia Tech University pesquisaram na literatura estudos que avaliassem como os herbívoros nativos e introduzidos afetavam as abundâncias das plantas nativas e introduzidas. Encontraram 63 estudos, examinando mais de 100 espécies de plantas introduzidas, nos quais os pesquisadores manejaram a presença ou ausência de herbívoros. A maioria destes herbívoros eram vertebrados generalistas tais como o bisão, o cervo e o coelho. Parker e seus colegas quantificaram o efeito dos herbívoros em cada estudo como a razão entre a abundância de plantas com herbívoros presentes (+H) e a abundância de plantas com herbívoros ausentes (−H). Então fizeram a média dos efeitos de cada categoria dos herbívoros em todas as espécies de plantas em cada categoria. Seus resultados apontam para a importância das relações coevolutivas na determinação de quão bem uma espécie se sai em suas interações com os antagonistas.

A meta-análise revelou um resultado inesperado (Fig. 1): quando os herbívoros eram também introduzidos — normalmente da abrangência nativa das plantas introduzidas — as plantas introduzidas eram mais abundantes do que as nativas.

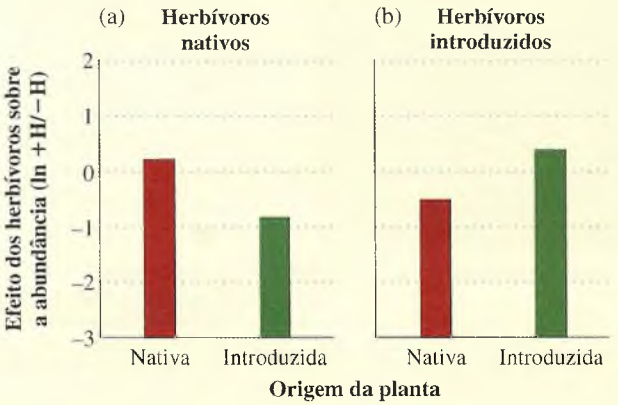


FIG. 1 Quando comparamos os resultados de um número grande de estudos, os herbívoros nativos tendem a aumentar as abundâncias das espécies de plantas nativas e diminuir as abundâncias das espécies de plantas introduzidas (a). Por outro lado, os herbívoros introduzidos têm um efeito positivo sobre as abundâncias das espécies de plantas introduzidas e negativo sobre aquelas das espécies nativas. A linha de zero representa nenhum efeito dos herbívoros. O eixo *y* é o logaritmo natural da razão da abundância de plantas com herbívoros presentes (+H) para abundância de plantas com herbívoros ausentes (−H). Segundo J. D. Parker, D. E. Burkepile e M. E. Hay, *Science* 311:1459-1461 (2006).

Contudo, na presença de herbívoros nativos, as espécies introduzidas eram menos abundantes do que as nativas.

Um dos estudos incluídos na meta-análise, apresentado aqui como exemplo deste tipo de pesquisa, envolveu a gramínea pampas, uma planta comum na paisagem da Califórnia, introduzida a partir da América do Sul, que se tornou invasora. Para avaliar o efeito da herbivoria sobre a abundância da gramínea pampas, John Lambrinos, da Universidade da Califórnia, colocou gaiolas em torno de algumas áreas para excluir os coelhos — o herbívoro nativo da Califórnia — e deixou outras áreas livres para permitir a herbivoria. Onde os coelhos foram excluídos a sobrevivência da gramínea foi de cerca de 60%. Onde foram deixados livres para forragear, a sobrevivência caiu para cerca de 5% (Fig. 2).

O que os resultados da meta-análise nos dizem sobre a hipótese da escapada do inimigo? Lembre-se de que foi previsto que as plantas introduzidas se sairiam melhor em suas novas localidades porque teriam deixado seus antagonistas históricos para trás. Parker e seus colegas argumentaram que o que real-

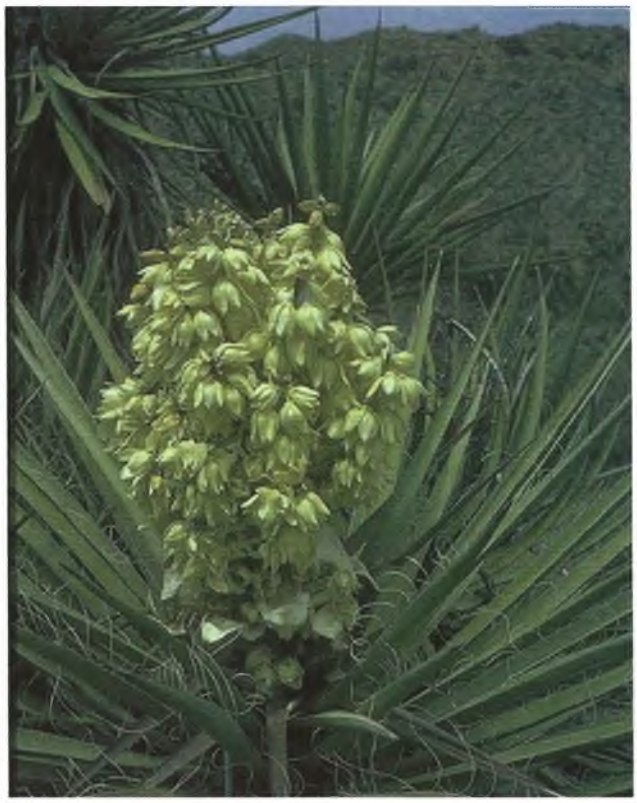
(a) (b)

FIG. 2 Coelhos nativos da Califórnia (a) podem causar um declínio substancial na sobrevivência de gramíneas pampas invasoras (b). Fotografia (a) de John Cancalosi/Peter Arnold; fotografia (b) de Patricia Head/Animals Animals Enterprises.

mente importa é a origem dos herbívoros que uma planta encontra quando ela chega numa nova área. Embora as plantas introduzidas possam deixar seus antagonistas para trás em casa, elas podem enfrentar um novo conjunto de herbívoros generalistas contra os quais não desenvolveram defesas. Em consequência, essas plantas não se saem bem contra herbívoros nativos. Contudo, quando os herbívoros originais de uma planta introduzida estão também presentes na nova área, a planta se encontra entre antagonistas contra os quais ela já desenvolveu defesas, e assim se sai melhor. Este resultado sugere que escapar de seus herbívoros nativos provavelmente não é a principal razão para o sucesso de plantas invasoras em muitos casos.

A mesma lógica se aplica às plantas nativas. As nativas sofrem alta herbivoria por herbívoros introduzidos porque os dois grupos não têm história evolutiva compartilhada, durante a qual as plantas nativas poderiam ter desenvolvido defesas. As nativas se saem muito melhor contra os herbívoros nativos, contra os quais desenvolveram diversas defesas. Esses estudos demonstram que a capacidade para invadir uma nova região do mundo é mais complexa do que poderia parecer à primeira vista.

A meta-análise de Parker e seus colegas contém duas importantes lições para os ecólogos, uma sobre os métodos e outra sobre as relações planta–herbívoro. Primeiro, a distinção entre os efeitos de herbívoros nativos e introduzidos poderia não ter sido identificada num único estudo, como aquele da gramínea pampas, a menos que ambos os herbívoros nativos e introduzidos tivessem sido usados no mesmo estudo — o que raramente é o caso. A meta-análise permitiu que os pesquisadores fizessem comparações entre diferentes tipos de herbívoros, mediando os efeitos de muitos estudos. Segundo, nos sistemas planta–herbívoro incluídos na meta-análise, podemos concluir que as plantas introduzidas têm adaptações específicas para se defenderem contra os herbívoros com os quais tinham tido uma longa relação. Embora muitos ecólogos considerem os coelhos e ungulados como forrageadores generalistas onde quer que ocorram, está claro que os herbívoros nativos e introduzidos se alimentam de diferentes formas, ou expressam preferências por espécies de plantas que não desenvolveram defesas específicas contra eles. Desta forma, os herbívoros podem desequilibrar a balança das interações competitivas em favor das espécies de plantas de suas próprias áreas nativas.



(a)

(b)

FIG. 17.19 A relação entre a iúca e a mariposa-da-iúca é um mutualismo obrigatório. A iúca-mojave (a, *Yucca schidigera*) é polinizada somente pela mariposa-da-iúca do gênero *Tegeticula* (b). A larva da mariposa se desenvolve somente nessas plantas. Fotografia (a) de Alfred Brousseau, cortesia de Saint Mary's College of California; fotografia (b) de Larry Jon Friesen/Saturdaze.

tinham trocado das plantas hospedeiras típicas pierídeas na família Brassicaceae (membros da família do repolho e da mostarda) para as plantas de famílias distantemente aparentadas, como o visco, a érica e até pinheiros. Claramente, as adaptações que capacitam as pierídeas para trocar para aquelas plantas hospedeiras não poderiam ter coevoluído com as Brassicaceae.

A mariposa-da-iúca e a iúca

A aplicação da reconstrução filogenética ao problema da coevolução é provavelmente melhor ilustrada pelo curioso mutualismo de polinização entre as iúcas (planta da família do agave) e as mariposas do gênero *Tegeticula* (Fig. 17.19). Esta relação foi primeiramente descrita há mais de um século, mas seus detalhes têm sido trabalhados somente durante os últimos anos, em grande parte através dos estudos de Olle Pellmyr, da Universidade de Idaho, e colaboradores.

As mariposas-da-iúca fêmeas adultas carregam bolas de pólen entre as flores da iúca por meio de partes da boca especializadas. Durante o ato da polinização, uma mariposa fêmea numa flor da iúca faz cortes no ovário com seu ovipositor e deposita de um a quinze ovos. Após cada ovo ser depositado, a mariposa rasteja até o topo do pistilo da flor e deposita um pouco de pólen no estigma. Este comportamento assegura que a flor seja fertilizada e que os filhotes da mariposa terão sementes em desenvolvimento para se alimentarem. Após a mariposa ter depositado seus ovos, ela pode raspar algum pólen para fora das anteras e adicioná-lo à bola que ela carrega em suas partes bucais antes de voar para uma outra flor. As mariposas machos também vêm para as flores para se acasalar com as fêmeas, mas somente as fêmeas carregam pólen.

Esta relação entre a mariposa e a iúca é um *mutualismo obrigatório*. As larvas de *Tegeticula* não podem crescer em nenhum outro lugar; a iúca não tem nenhum outro polinizador. Em troca pela polinização de suas flores, a iúca aparentemente tolera as larvas da mariposa se alimentando de suas sementes, mas a extensão desta perda de reprodução potencial é pequena, raramente excedendo 30% da produção de semente da planta.

A restrição aparente da mariposa em relação ao número de ovos depositados por flor é um aspecto intrigante da relação mariposa–iúca. A curto prazo, pareceria que as mariposas depositando grande número de ovos por flor poderiam ter um sucesso reprodutivo individual e ajustamento evolutivo maiores, mesmo que tal comportamento a longo prazo pudesse levar à extinção da iúca. De fato, é a iúca que regula o número de ovos depositados por flor. Quando muitos ovos são depositados no ovário de uma determinada flor — um número excessivo o bastante para comer a maior parte das sementes que se desenvolvem — a flor é abortada e a larva da mariposa morre. Embora esta estratégia deva também parecer reduzir a produção de semente da iúca, os recursos que teriam sustentado a produção de sementes na flor agora abortados são direcionados para as outras flores. O aborto seletivo do fruto danificado por inseto ocorre amplamente entre as plantas, e as iúcas usam este mecanismo para manter suas mariposas polinizadoras na linha.

A iúca e a mariposa têm muitas adaptações que sustentam sua interação mutualista. Da parte da iúca, seu pólen é pegajoso e pode ser facilmente transformado numa bola que a mariposa pode carregar, e o estigma é especialmente modificado como um receptor para receber o pólen. Da parte da mariposa, os indivíduos que visitam as flores de somente uma espécie de iúca se acasalam dentro das flores, depositam seus ovos no ovário den-

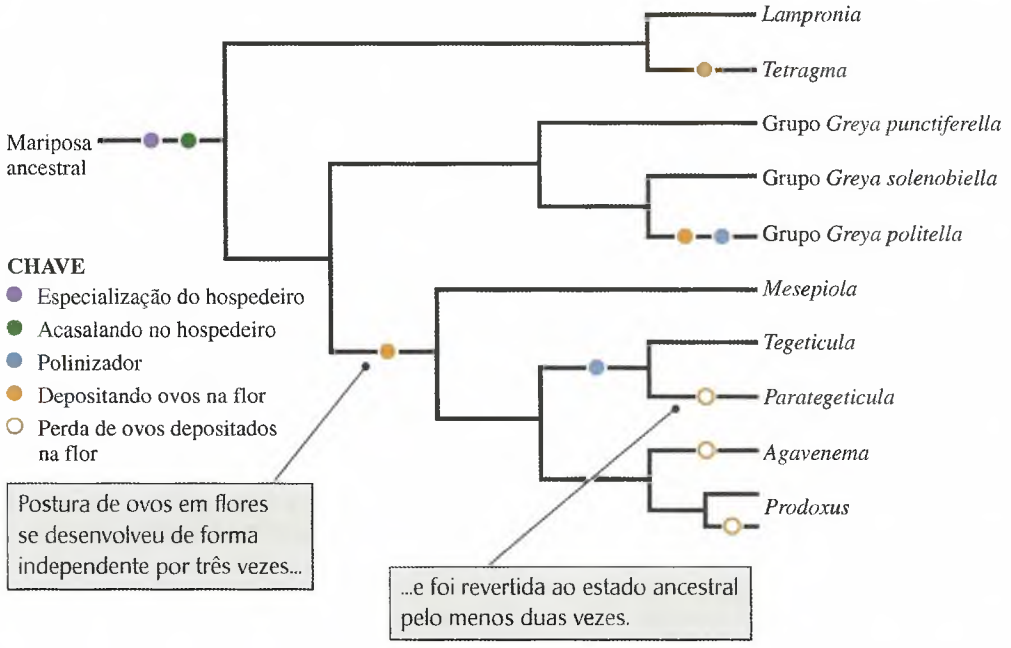


FIG. 17.20 Árvores filogenéticas podem revelar pré-adaptações. A árvore filogenética da família da mariposa Prodoxidae mostra quando os atributos críticos para o mutualismo da mariposa–iúca nas mariposas do gênero *Tegeticula* evoluíram. Segundo O. Pellmyr e J. N. Thompson, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:2927–2929 (1992).

tro da flor, apresentam restrição no número de ovos depositados por flor e têm partes da boca especialmente modificadas e comportamentos para obter e carregar o pólen. Como o mutualismo de *Tegeticula* e *Yucca* é tão estreito, poder-se-ia esperar que todos esses atributos fossem o resultado de uma coevolução entre as duas.

De fato, contudo, muitos desses atributos estão presentes na linhagem maior de mariposas não mutualistas (a família Prodoxidae) na qual *Tegeticula* evoluiu. O diagrama das relações evolutivas entre as espécies, mostrado como uma *árvore filogenética*, pode revelar estes padrões. O exame de uma árvore filogenética de Prodoxidae (Fig. 17.20) mostra que diversos dos atributos altamente especializados de *Tegeticula* são encontrados em outros membros da família. De fato, a especialização de hospedeiro e acasalamento na planta hospedeira são velhas características evolutivas da família — características encontradas em todos os outros membros. O atributo de depositar ovos em flores evoluiu independentemente pelo menos três vezes na família e foi revertido (ao estado ancestral) pelo menos duas vezes, em *Parategeticula* e *Agavenema*. Das espécies que depositam ovos em flores, somente *Tegeticula* e uma espécie de *Greya* de fato funcionam como polinizadores; as outras são parasitas estritos de plantas nas quais suas larvas crescem. Assim, o mutualismo *Tegeticula–Yucca* provavelmente evoluiu de uma relação parasita–hospedeiro. Deveria também ser mencionado que *Greya politella* poliniza *Lithophragma parviflorum*, uma planta na família Saxifragaceae, que não é parente próximo das iúcas. Vimos nesta árvore filogenética que muitas das adaptações que ocorrem no mutualismo mariposa–iúca parecem ter estado presentes na linhagem da mariposa antes do estabelecimento do próprio mutualismo, assim como o aborto de flores ocorre amplamente entre as plantas e não é único a este mutualismo. Tais atributos que se tornaram úteis para um propósito diferente daquele para o qual evoluíram são normalmente denominados de **pré-adaptações**.

Onde isto nos leva em relação à coevolução? O consenso entre os ecólogos é que as interações das espécies afetam fortemente a evolução e moldam as adaptações das populações dos consumidores assim como dos recursos. A coevolução difusa é comum no sentido de que as populações simultaneamente respondem a um conjunto de interações complexas com muitas outras espécies. A coevolução no sentido estrito, na qual as mudanças em uma linhagem evoluindo estimulam respostas evolutivas na outra, e vice-versa, podem ser vistas mais prontamente em simbioses, incluindo ambas as relações antagonistas e mutualistas, nas quais fortes interações estão limitadas a um par de espécies. Mesmo nestes casos como o da iúca e sua mariposa polinizadora, alguns atributos que parecem ter sido coevoluídos podem ter sido pré-adaptações que eram críticas para o estabelecimento do mutualismo obrigatório logo de início. Contudo, nenhuma sutileza da definição pode nos fazer esquecer a realidade de que as interações entre as espécies são grandes fontes de seleção e resposta evolutiva.

RESUMO

1. As interações entre as espécies selecionam os atributos que proporcionam uma vantagem naquelas interações. Esta seleção pelos agentes biológicos estimula respostas evolutivas recíprocas nos atributos das populações que interagem e promovem a diversidade das adaptações.

2. A coevolução é a evolução recíproca de estruturas ou funções relacionadas nas espécies que interagem ecologicamente. As interações podem ser antagonistas (consumidor–recurso, competição) ou cooperativas (mutualismo).

3. Vemos evidência de respostas evolutivas surgindo de interações entre espécies por toda a natureza, mas em nenhum lugar mais notavelmente do que nas adaptações contra os predadores envolvendo a coloração. Algumas espécies são crípticas e se confundem com a superfície do ambiente para evitar a detecção. Por outro lado, as espécies de presas naturalmente impalatáveis ou nocivas propagandeiam estas propriedades com uma coloração de advertência.

4. As espécies palatáveis frequentemente evoluem para se assemelhar às espécies nocivas de modo a enganar os predadores, um fenômeno conhecido como mimetismo batesiano. Algumas vezes, muitas espécies nocivas evoluem de forma a se assemelharem uma com a outra, dessa forma reforçando o aprendizado e a evitação por predadores. Esta estratégia é chamada de mimetismo mülleriano.

5. Estudos iniciais da coevolução enfatizam, de um lado, as interações teóricas entre hospedeiros e patógenos controladas simplesmente por virulência e genes de resistência, e por outro lado, observações sobre a especialização de espécies de insetos herbívoros numa abrangência estrita de plantas hospedeiras na natureza.

6. Uma evidência experimental das mudanças evolutivas que afetam o resultado das interações consumidor–recurso foi obtida em estudos de laboratório de interações parasitoide–hospedeiro. Após alguns períodos de coevolução, as populações de parasitoides diminuíram e as populações de hospedeiro aumentaram, aparentemente após a seleção ter aprimorado uma resistência do hospedeiro aos parasitoides.

7. Estudos sobre patógenos de plantações revelaram uma base genética simples para virulência e resistência. As respostas evolutivas dos herbívoros à variação em suas plantas hospedeiras têm sido demonstradas por adaptações locais de insetos herbívoros a determinadas plantas hospedeiras.

8. Como a seleção sobre uma população de recurso por adaptações que evitem o consumo aumenta proporcionalmente à taxa na qual aquela população é explorada pelos consumidores, e como a seleção pela eficiência do consumidor diminui à medida que a taxa de exploração aumenta, as populações de recurso e de consumidores podem atingir um estado estacionário evolutivo no qual aquelas duas pressões de seleção são equilibradas.

9. A força mais importante que motiva os aprimoramentos na capacidade competitiva é a seleção por aumento de eficiência do uso de recursos. Os experimentos sobre competição entre espécies de moscas revelaram retrocessos da capacidade competitiva após uma das espécies se tornar rara. Testando populações selecionadas contra controles não selecionados, os pesquisadores têm demonstrado mudanças genéticas nas populações competidoras.

10. A especialização sobre recursos diferentes deve reduzir a competição e promover a coexistência. Essa divergência evolutiva entre os competidores é denominada de deslocamento de caractere. Pode-se testar se a especialização resulta de divergência evolutiva comparando-se os atributos de uma população na presença e na ausência de um competidor.

11. A análise de vias biossintéticas de compostos secundários de plantas tem mostrado que as plantas podem desenvolver defesas químicas progressivamente tóxicas em resposta à herbivoria dos insetos. Quando as variações nestas vias e na resistência do inseto aos químicos são sobrepostas nas relações taxonômicas dentro de cada grupo, os ecólogos podem inferir a história evolutiva da interação planta–inseto.

12. A interação entre a mariposa da iúca e as iúcas é um mutualismo obrigatório no qual a mariposa poliniza a planta e suas larvas se alimentam das sementes em desenvolvimento pela planta. A mariposa e a iúca têm adaptações que promovem esta relação, mas a análise filogenética mostra que algumas das adaptações da mariposa estão também presentes em parentes próximos que não são mutualistas das iúcas. Tais atributos são chamados de pré-adaptações.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. O que faz da coevolução um tipo único de evolução?

2. Por que muitas espécies de presas palatáveis poderiam desenvolver padrões crípticos como parte de sua defesa contra os predadores, enquanto muitas espécies de presas impalatáveis desenvolvem a notabilidade?

3. Compare e confronte o mimetismo batesiano e mülleriano.

4. Por que é a coevolução considerada uma interação genótipo–genótipo?

5. Em modelos simples de coevolução entre espécies de consumidores e de recursos, como é possível atingir um estágio estacionário evolutivo enquanto ambas as espécies continuam a evoluir?

6. Se você observar que duas espécies aparentadas diferem no alimento que elas consomem, por que você não pode concluir necessariamente que esta diferença é o produto de uma história de competição entre as duas espécies?

7. Que condições favorecem a evolução de um mutualismo obrigatório?

8. Como poderia uma pré-adaptação tornar difícil demonstrar a coevolução entre duas espécies?

LEITURAS SUGERIDAS

Armbruster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant–animal interactions. *BioScience* 42:12–20.

Bais, H. P., et al. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science* 301:1377–1380.

Berenbaum, M. R. 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution* 37:163–179.

Bogler, D. J., J. L. Neff, and B. B. Simpson. 1995. Multiple origins of the yucca–yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92:6864–6867.

Braby, M. F., and J. W. H. Trueman. 2006. Evolution of larval host plant associations and adaptive radiation in pierid butterflies. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1677–1690.

Brodie, E. D. 1999. Predator–prey arms races. *BioScience* 49:557–568.

Bshary, R. 2002. Biting cleaner fish use altruism to deceive image-scoring client reef fish. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:2087–2093.

Davies, N. B., and M. Brooke. 1991. Coevolution of the cuckoo and its hosts. *Scientific American* 264:92–98.

Day, T., and K. A. Young. 2004. Competitive and facilitative evolutionary diversification. *BioScience* 54:101–109.

Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.

Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.

Feldman, R., D. F. Tomback, and J. Koehler. 1999. Cost of mutualism: Competition, tree morphology, and pollen production in limber pine clusters. *Ecology* 80:324–329.

Futuyma, D. J., and M. Slatkin (eds.). 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Janz, N., and S. Nylin. 1998 Butterflies and plants—a phylogenetic study. *Evolution* 52:486–502.

Janzen, D. H. 1985. The natural history of mutualisms. In D. H. Boucher (ed.), *The Biology of Mutualism,* pp. 40–99. Croom Helm, London.

Kawano, K. 2002. Character displacement in giant rhinoceros beetles. *American Naturalist* 159:255–271.

Lambrinos, J. G. 2002. The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology* 83:518–529.

Losos, J. B. 2007. Detective work in the West Indies: Integrating historical and experimental approaches to study island lizard evolution. *BioScience* 57(7):561–572.

Mode, C. J. 1958. A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts. Evolution 12:158–165.

Mueller, U. G., et al. 2005. The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:563–595.

Parker, J. D., D. E. Burkepile, and M. E. Hay. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311:1459–1461.

Pellmyr, O., and C. J. Huth. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372:257–260.

Pellmyr, O., J. Leebens-Mack, and C. J. Huth. 1996. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* 380:155–156.

Pellmyr, O., et al. 1996. Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *American Naturalist* 148:827–847.

Pimentel, D. 1968. Population regulation and genetic feedback: Evolution provides foundation for control of herbivore, parasite, and predator numbers in nature. *Science* 159:1432–1437.

Scriber, J. M. 2002. Evolution of insect–plant relationships: Chemical constraints, coadaptation, and concordance of insect/plant traits. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104:217–235.

Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.

Tomback, D. F., and Y. B. Linhart. 1990. The evolution of bird-dispersed pines. *Evolutionary Ecology* 4:185–219.

Weiner, J. 1994. *The Beak of the Finch*. Knopf, New York.

CAPÍTULO 18

Estrutura das Comunidades

Para a maioria dos ecólogos, o termo *comunidade* significa um conjunto de espécies que ocorrem juntas no mesmo lugar. Os ecólogos também concordam que as espécies numa comunidade podem interagir fortemente como consumidores e recursos ou como competidores. De fato, grande parte deste capítulo e dos próximos três se concentra nas consequências destas interações para a diversidade e distribuição das espécies, e para o funcionamento e estabilidade dos sistemas ecológicos. No entanto, os ecólogos não concordam sempre com o significado da palavra "comunidade", e que muito da história pregressa da disciplina tenha consistido em debates acirrados entre os defensores das diferentes escolas. De fato, de alguma forma, estes debates ainda permanecem entre nós. Alguns ecólogos têm afirmado que a comunidade é uma unidade de organização ecológica com fronteiras reconhecíveis e cuja estrutura e funcionamento são reguladas pelas interações entre as espécies. Outros olham para a comunidade como um conjunto pouco definido das espécies que podem tolerar as condições de um lugar ou *habitat* específico, mas que não têm fronteiras distintas onde um tipo de comunidade se encontra com outro.

A ideia de que as comunidades são unidades ecológicas organizadas atingiu seu extremo no conceito das comunidades como *superorganismos*. Desta perspectiva, as funções das diversas espécies estão conectadas como as partes de um corpo e evoluíram tal que intensificam essa interdependência. Este ponto de vista requer que as comunidades sejam entidades discretas que podem ser distinguidas uma da outra, no sentido como distinguimos os indivíduos nas populações ou as diferentes espécies numa comunidade. A defesa mais influente do ponto de vista organicista foi o ecólogo vegetal americano Frederic E. Clements (1874–1945). As ideias de Clements da comunidade eram intimamente ligadas aos tipos de vegetação. Ele colocou que algumas fronteiras de comunidades — por exemplo, entre florestas decíduas e a pradaria no meio-oeste dos Estados Unidos, ou entre florestas de folhas largas e florestas

FIG. 18.1 As fronteiras de algumas comunidades são claramente definidas. As encostas dos morros do sul da Califórnia têm vegetação de chaparral nas elevações mais altas, de campo na mais baixa, encostas mais quentes, e carvalhos-americanos nos vales mais úmidos entre as cristas. Fotografia de Christi Carter/Grant Heilman Photography.

de acículas no sul do Canadá — são claramente definidas e respeitadas pela maioria das espécies de plantas animais (Fig. 18.1).

O **conceito holístico** de Clements de comunidade parece correto de certa forma. Não podemos ponderar o significado do funcionamento de um rim separado do organismo ao qual ele pertence. Muitos ecólogos argumentam que as bactérias do solo não fazem sentido sem uma referência aos detritos sobre os quais elas se alimentam, seus consumidores e as plantas nutridas por seus rejeitos. Analogamente, pode-se compreender cada espécie somente em termos de sua contribuição para a dinâmica do sistema todo. Mais importante é que, de acordo com o conceito holístico, as relações ecológicas e evolutivas entre as espécies intensificam as características da comunidade, tais como a estabilidade do fluxo de energia e os padrões de ciclagem de nutrientes, tornando uma comunidade muito mais do que a soma de suas partes individuais.

Em resposta a Clements, o botânico Henry A. Gleason (1882–1975) defendeu um **conceito individualista** da organização das comunidades. Gleason acreditava que uma comunidade, muito diferente de ser uma unidade distinta como um organismo, é meramente uma associação fortuita de espécies, cujas adaptações e requisitos as capacitam a viver juntas sob as condições físicas e biológicas de um determinado lugar. Uma associação de plantas, ele disse, é "não um organismo, raramente mesmo uma unidade vegetacional, mas meramente uma coincidência". Analogamente, a estrutura e o funcionamento das comunidades simplesmente expressam as interações de cada espécie que constituem as associações locais, e não refletem qualquer organização, propósito ou qualquer outra coisa acima do nível das espécies. Lembre-se de que a seleção natural age sobre o ajustamento dos indivíduos, e assim cada população numa comunidade evolui para maximizar o sucesso reprodutivo de seus membros individuais, e não para beneficiar a comunidade como um todo.

Como veremos, a ecologia moderna integra a premissa individualista, de que a maioria dos conjuntos de espécies carecem de fronteiras distintas, e a premissa holística, de que os atributos da estrutura e funcionamento da comunidade surgem das interações entre as espécies.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Uma comunidade biológica é uma associação de populações interagindo
- As medidas da estrutura da comunidade incluem o número de espécies e de níveis tróficos
- As relações de alimentação organizam as comunidades em teias alimentares
- A estrutura da teia alimentar influencia a estabilidade das comunidades
- As comunidades podem alternar entre estados estáveis diferentes
- Os níveis tróficos são influenciados de cima pela predação e de baixo pela produção

Cada lugar na Terra — campo, lago, rocha na beira do mar — é compartilhado por muitos organismos coexistindo. Estes organismos estão conectados uns com os outros por suas relações de alimentação e outras interações, formando um todo complexo normalmente chamado de **comunidade**. As inter-relações nas comunidades governam o fluxo de energia e a ciclagem de elementos no ecossistema. Elas também influenciam os processos populacionais, e ao fazer isso determinam as abundâncias relativas das espécies.

Os membros de uma comunidade devem ser compatíveis, no sentido de que os resultados de todas as suas interações permitem a eles sobreviver e se reproduzir. Embora a teoria de interações de espécies, como vimos na Parte 4 deste livro, nos fale sobre como as populações de predador e presas, ou duas populações competidoras, podem coexistir, ela não pode ser aplicada a grandes números de espécies interagindo. Assim, os ecólogos ainda debatem os fatores que determinam os números de espécies coexistindo e ainda questionam por que estes números variam de um lugar para outro. Mais ainda, é também importante compreender como as interações das espécies influenciam a estrutura e o funcionamento das comunidades. As espécies assumem papéis funcionais diferentes nas comunidades, e suas abundâncias relativas refletem como elas se ajustam em toda a teia de interações dentro da comunidade. Os conjuntos de espécies também mudam ao longo do tempo, seja em resposta a uma perturbação, ou após algum processo dinâmico intrínseco.

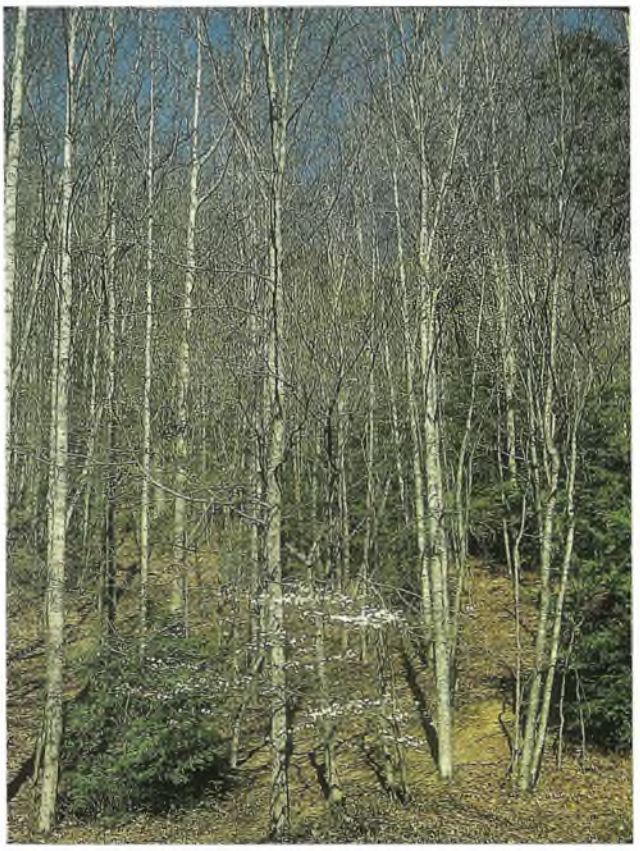
Uma comunidade biológica é uma associação de populações interagindo

Através de todo o desenvolvimento da ecologia como ciência, a *comunidade* normalmente significa um conjunto de plantas e animais ocorrendo numa localidade determinada, e dominados por uma ou mais espécies proeminentes ou por alguma característica física. Quando falamos de uma comunidade de carvalho, uma comunidade de salvas ou uma comunidade de lago, nos referimos a todas as plantas e os animais encontrados naquele lugar específico dominado pelo homônimo da comunidade (Fig. 18.2). Usado desta forma, o termo não é ambíguo: uma comunidade está espacialmente definida e inclui todas as populações dentro de suas fronteiras. Cada comunidade pode ser denominada. De fato, muitos ecólogos europeus usam uma taxonomia complexa de comunidades — o sistema Braun–Blanquet — baseada num método rigidamente definido de amostragem da composição de plantas, que coloca cada comunidade uma hierarquia de tipos organizados por sua similaridade.

Quando as populações se estendem para além das fronteiras espacialmente arbitradas e um conjunto de espécies se mistura gradualmente com outro, conceito e realidade da comunidade se tornam mais difíceis de definir. As migrações de aves entre as regiões temperadas e tropicais conectam conjuntos de espécies de cada área. As salamandras, que completam seu desenvolvimento larval em córregos e pequenos lagos, mas passam sua

(a)

(b)



(c)

FIG. 18.2 As comunidades são normalmente denominadas segundo seus membros mais abundantes ou características físicas. (a) Uma comunidade de pinheiros-ponderosa nas Montanhas de Santa Catalina do Arizona. (b) Uma comunidade de floresta ripária bordejando um córrego através de montanhas secas no sul do Arizona. (c) Uma comunidade de floresta decídua jovem nas Great Smoky Mountains do Tennessee. Fotografias de R. E. Ricklefs.

existência adulta nos bosques da vizinhança, ligam as comunidades aquática e terrestre. Assim também o fazem as árvores, quando descartam suas folhas nos córregos e contribuem para a cadeia alimentar aquática baseada nos detritívoros.

Um conjunto complexo de interações direta ou indiretamente conecta todos os membros de uma comunidade numa intricada teia. A influência de cada população se estende a partes ecologicamente distantes da comunidade. As aves insetívoras, por exemplo, não comem árvores, mas de fato influenciam as árvores ao predar sobre muitos dos insetos que se alimentam da folhagem ou polinizam as flores. Os efeitos ecológicos evolutivos de uma população se estendem em todas as direções, por toda a estrutura de uma comunidade, por meio de sua influência sobre os predadores, competidores e presas.

Uma forma de visualizar a organização geográfica das comunidades biológicas é plotar as abundâncias de espécies ao longo de um transecto espacial ou gradiente de condições ambientais — por exemplo, de solos secos até os solos úmidos. Podemos imaginar dois tipos extremos de padrões, mostrados esquematicamente na Fig. 18.3, nos quais a distribuição de cada espécie está plotada num gradiente de condições ambientais. Em um caso (Fig. 18.3a), as distribuições de diversas espécies coincidem proximamente, mas estão amplamente separadas daquelas de outros conjuntos de espécies. Os ecólogos chamam este caso de conceito de **comunidade próxima**. Cada conjunto de espécies com distribuições sobrepostas é uma comunidade próxima, uma unidade ecológica discreta com fronteiras distintas. Este padrão é consistente com a visão holística, na qual as espécies que pertencem a uma comunidade estão intimamente associadas uma com a outra e compartilham limites de tolerância ecológica. As fronteiras de tais comunidades, chamadas de **ecótonos**, são regiões de rápida substituição de espécies ao longo de um transecto espacial ou gradiente ecológico.

Alternativamente, a distribuição de cada espécie pode não coincidir proximamente com as distribuições de outras, tal que as espécies parecem estar distribuídas independentemente ao longo de um transecto espacial ou gradiente de condições ecológicas. Este padrão é denominado conceito de **comunidade aberta** (Fig. 18.3b). Tais comunidades não têm fronteiras naturais, de forma que sua extensão é arbitrária. A distribuição de cada membro de um conjunto local pode se estender independentemente para dentro de outras associações de espécies. Como veremos, os conceitos de comunidades aberta e fechada têm ambos validade na natureza.

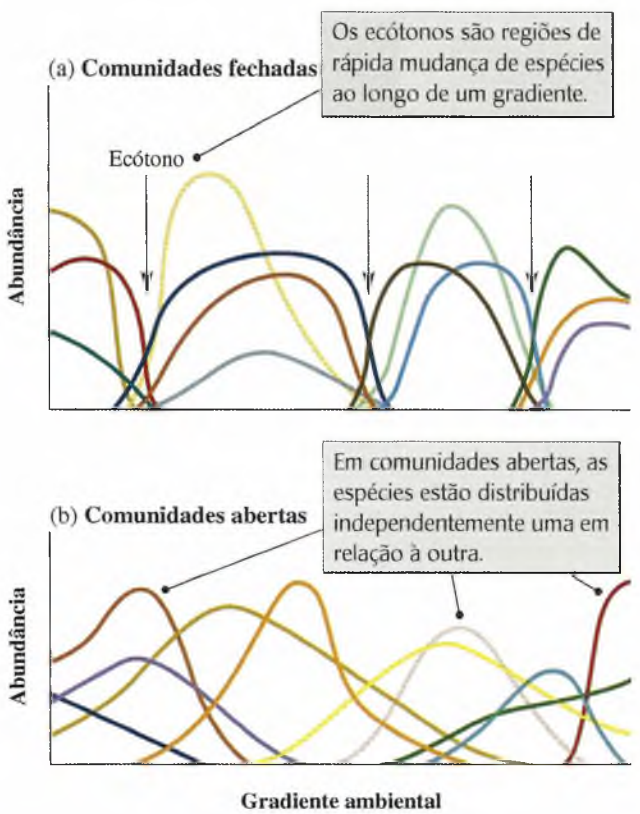


FIG. 18.3 A estrutura da comunidade fechada é distinguida da estrutura da comunidade aberta pela presença de ecótonos. As distribuições hipotéticas de espécies ao longo de um gradiente ambiental (a) quando as espécies estão organizadas em conjuntos distintos (comunidades fechadas) e (b) quando estão distribuídas independentemente ao longo do gradiente (comunidades abertas). As setas indicam os ecótonos entre as comunidades fechadas. Cada curva representa a abundância de uma espécie diferente ao longo do gradiente ambiental.

Ecótonos

Os ecótonos são lugares onde muitas espécies atingem as bordas de suas distribuições. Os ecótonos são especialmente proeminentes quando diferenças físicas fortes separam comunidades distintas. Tais diferenças ocorrem na transição entre a maioria dos ambientes terrestres e aquáticos (especialmente marinhos) (Fig. 18.4), entre encostas de face norte e sul de montanhas (veja a Fig. 4.19), e onde formações geológicas subjacentes fazem com que o conteúdo mineral dos solos mude abruptamente. Fronteiras definidas de comunidades podem também aparecer onde uma espécie ou forma de crescimento domina o ambiente de tal forma que a borda de sua abrangência determina os limites de distribuição de muitas espécies.

Um ecótono entre associações de plantas sobre solos serpentinitos e não serpentinitos no sudoeste do Oregon é representado na Fig. 18.5. Os níveis de níquel, cromo e magnésio aumentam à medida que nos movemos ao longo da fronteira para dentro do solo serpentinito; as concentrações de cobre e ferro no solo despencam. A borda do solo serpentinito marca as fronteiras de muitas espécies que ou não podem invadir as comunidades em solos serpentinitos, tais como o carvalho-negro, ou estão restritas a eles, tais como a erva-de-fogo e o *buckbrush* (*Ceanothus*). Umas poucas espécies, tais como o chá-de-nova-jersey e o epilóbio, existem somente na estreita zona de transição; outras, como a pilosela e a festuca, aparentemente não responsáveis pelas variações na química do solo, se estendem ao longo do ecótono. Assim, a transição entre os solos serpentinitos e não serpentinitos só parcialmente se conforma com o conceito de comunidade fechada; o ecótono é reconhecido por muitas espécies, mas não todas elas.

O fato de que as espécies de plantas estão restritas a determinados solos na natureza não significa que suas distribuições sejam determinadas unicamente por sua tolerância fisiológica às características dos solos. De fato, muitas plantas restritas aos serpentinitos ou outros solos de qualidade pobre crescem melhor em solos normalmente férteis. Por exemplo, nas áreas costeiras do norte da Califórnia, diversas espécies de pinheiros e ciprestes estão restritas aos solos serpentinitos, enquanto outras estão presentes somente em solos extremamente ácidos. Quando plantadas em tipos diferentes de solos num jardim comum, as plântulas de muitas destas espécies crescem melhor no solo de seu

FIG. 18.4 Os ecótonos estão normalmente associados com mudanças abruptas no ambiente físico. Nesta seção da costa da Baía de Fundy, New Brunswick, as ervas marinhas se estendem somente até a marca da maré alta. Entre a marca da maré alta e a floresta de espruce, as ondas lavam o solo das rochas e respingam sal, matando as plantas pioneiras terrestres, deixando a área nua de vegetação. Fotografia de R. E. Ricklefs.

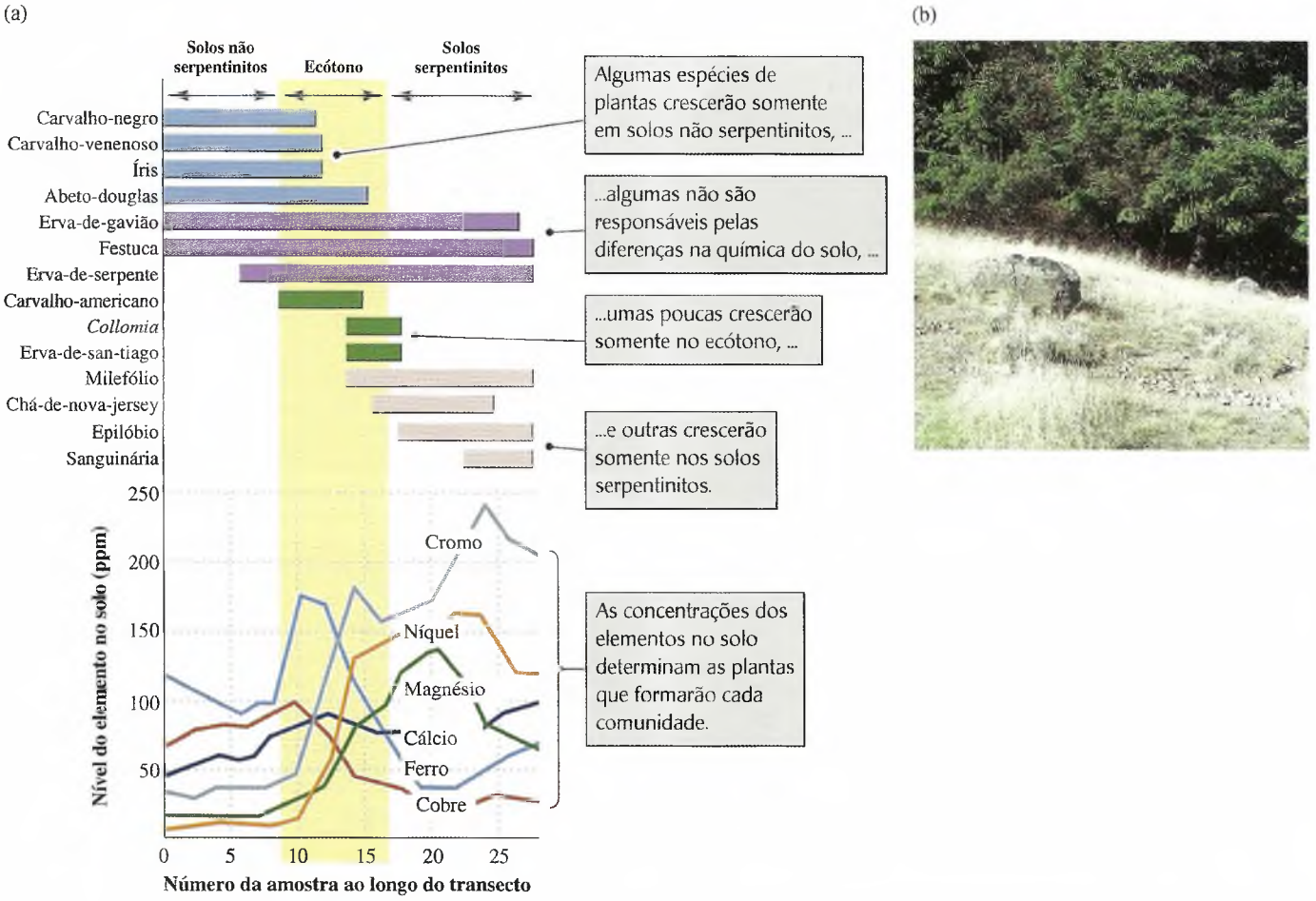


FIG. 18.5 As diferenças nas condições do solo podem resultar em ecótonos. (a) A mudança nas espécies de plantas (*acima*) e na concentração dos elementos no solo (*abaixo*) num transecto ao longo de uma fronteira entre solos não serpentinitos (amostras 1–10) e serpentinitos (amostras 18–28) no sudoeste do Oregon. (b) Esta fotografia na borda de uma área aberta de serpentinito no norte da Califórnia mostra quão estreitas são tais fronteiras. Dados de C. D. White, *Vegetation–Soil Chemistry Correlations in Serpentine Ecosystems*, Ph.D. dissertation, University of Oregon (1971). Fotografia de R. E. Ricklefs.

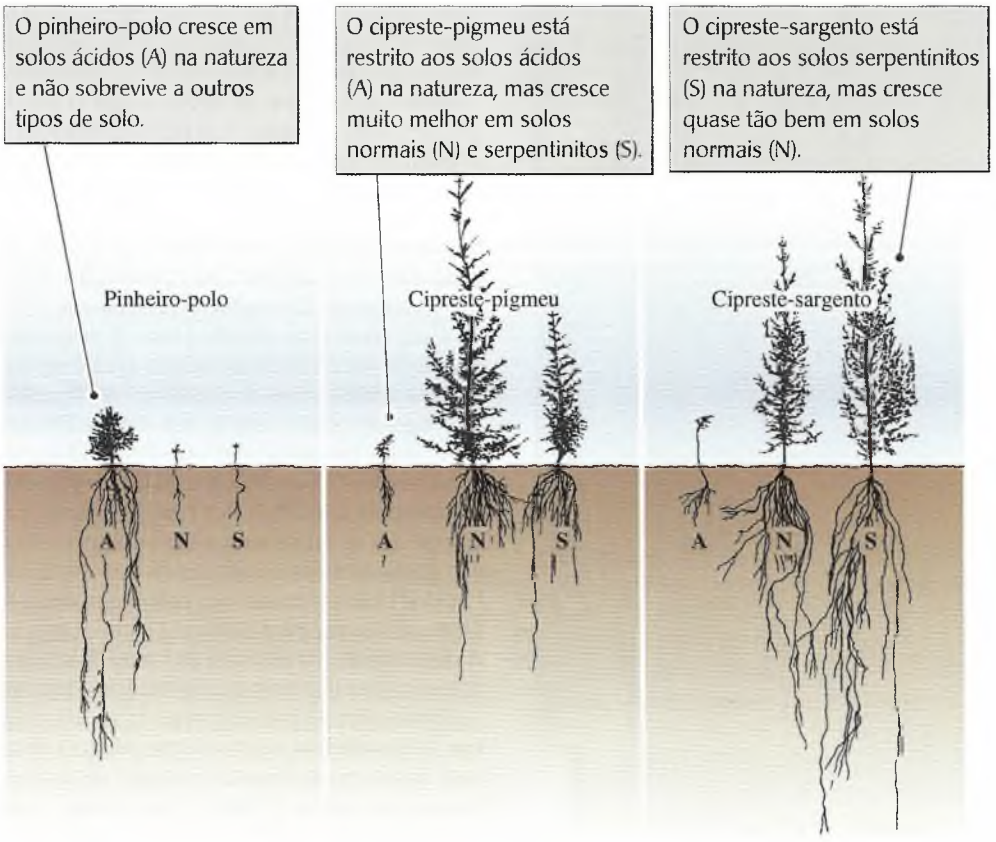


FIG. 18.6 As distribuições das espécies de plantas podem ser determinadas por fatores outros que sua tolerância fisiológica às características do solo. Plântulas do pinheiro-polo (*Pinus bolanderi*), cipreste-pigmeu (*Cupressus pygmaea*) e cipreste-sargento (*Cupressus sargentii*) foram cultivadas num jardim comum em solos ácido (A), normal (N) e serpentinito (S). A observação de que algumas das espécies crescem bem em tipos de solos nos quais elas normalmente não cresceriam na natureza sugere que algum fator diferente da química do solo está restringindo suas distribuições. Segundo C. McMillan, *Ecol. Monogr.* 26:177–212 (1956).

habitat nativo (Fig. 18.6). Contudo, o cipreste-sargento, que está restrito ao solo serpentinito na natureza, cresce quase tão bem em solos normais, e o cipreste-pigmeu, que está restrito aos solos ácidos, cresce muito melhor em solos "normais" e serpentinitos. De fato, os limites ecológicos destas espécies estão determinados pela *interação* entre sua capacidade de crescer em tipos diferentes de solos e sua capacidade de competir com outras espécies que não podem tolerar os solos serpentinitos ou ácidos.

As plantas dominantes podem reforçar ou mesmo criar ecótonos por meio de mecanismos diferentes da competição quando elas alteram seu ambiente. Considere as fronteiras definidas entre as florestas de folhas largas e as coníferas aciculadas em algumas regiões, que se desenvolvem mesmo quando as mudanças espaciais na temperatura e na precipitação são graduais. A decomposição de coníferas aciculadas produz abundantes ácidos orgânicos, dessa forma aumentando os ácidos de solo. Além disso, como as acículas tendem a se decompor lentamente, uma grossa camada de material orgânico parcialmente decomposto se acumula na superfície do solo. Esta mudança dramática nas condições entre as florestas de folhas largas e aciculadas muda as fronteiras das distribuições de muitas espécies de arbustos e herbáceas, que crescem melhor nos solos dentro de um tipo ou outro de floresta. Analogamente, nas fronteiras entre campos e arbustos, ou entre campos e florestas, as mudanças fortes na temperatura da superfície de solo, conteúdo de umidade, intensidade de luz e frequência de incêndios resultam em erradicações de muitas espécies. As fronteiras entre os campos e os arbustos são normalmente estreitas, porque quando uma ou outra forma de crescimento ganha uma vantagem competitiva, ela domina a comunidade. Por exemplo, as gramíneas podem impedir o crescimento dos arbustos reduzindo o conteúdo de umidade das camadas superficiais do solo; os arbustos podem deplecionar o crescimento das gramíneas através do sombreamento. O fogo mantém um ecótono estreito entre as pradarias e as florestas no oeste dos Estados Unidos. As gramíneas perenes nas pradarias resistem ao dano pelo fogo que mata as plântulas das árvores, mas os incêndios não conseguem avançar muito sobre os *habitats* de florestas mais úmidas.

O conceito de *continuum* e a análise de gradiente

Embora ecótonos diferentes normalmente se formem onde as condições ambientais mudam abruptamente, eles têm menos probabilidade de ocorrer ao longo de mudanças de gradientes, ou mudanças ambientais graduais. As florestas decíduas de folhas largas do leste da América do Norte são limitadas por ecótonos notáveis ao norte, onde são substituídas por florestas aciculadas de coníferas tolerantes ao frio, a oeste por campos secos

e resistentes ao fogo, e ao sul por florestas de pinheiros resistentes ao fogo, que podem crescer sobre solos pobres em nutrientes e altamente intemperizados. As florestas decíduas, elas próprias, não são homogêneas, contudo. Espécies diferentes de árvores e outras plantas ocorrem em diferentes áreas dentro do bioma de floresta decídua. As espécies de árvores encontradas em uma região qualquer — por exemplo, as nativas do leste do Kentucky — têm abrangências geográficas que coincidem só parcialmente, sugerindo que elas têm bases evolutivas e também relações ecológicas parcialmente independentes (Fig. 18.7). Algumas das espécies atingem seus limites ao norte no Kentucky, algumas ao sul. Como poucas espécies têm abrangências geográficas amplamente sobrepostas, o conjunto de espécies de plantas que é encontrado em qualquer dado ponto não está em conformidade com o conceito de comunidade fechada.

FIG. 18.7 Espécies que ocorrem juntas num determinado lugar podem ter diferentes distribuições geográficas. Nenhuma das 12 espécies de árvores que ocorrem juntas em associações de plantas no leste do Kentucky tem a mesma abrangência geográfica. Segundo H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U.S. Department of Agriculture, Washington, D. C. (1965).

Uma visão mais detalhada das florestas do leste de Kentucky revelaria que muitas espécies de árvore são segregadas ao longo dos gradientes locais de condições ambientais. Algumas crescem ao longo de cristas, outras nos fundos úmidos de vale; algumas sobre solos rochosos pouco desenvolvidos, outras sobre solos orgânicos ricos. Numa escala maior, dentro dos tipos de *habitats* amplamente definidos, tais como florestas, campos ou estuários, as espécies se substituem umas às outras continuamente ao longo dos gradientes das condições físicas. Os ambientes do leste dos Estados Unidos formam um *continuum* dessa forma, com um gradiente de temperatura norte–sul e um de precipitação leste–oeste. A distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental é normalmente denominada de conceito de ***continuum***.

O conceito de *continuum* pode ser visualizado por uma **análise de gradiente**, na qual a abundância de cada espécie é plotada sobre um gradiente contínuo de uma ou mais condições físicas, tais como umidade, temperatura, salinidade, exposição ou nível de luz. Robert Whittaker, ecólogo da Universidade de Cornell, foi o pioneiro da análise de gradiente na América do Norte, e seu trabalho foi importante para afastar a visão extrema de Clement de comunidades fechadas. Whittaker conduziu a maior parte de seu trabalho em áreas montanhosas, onde temperatura e umidade variam em pequenas distâncias de acordo com a elevação, a declividade e a exposição. Estas variáveis por sua

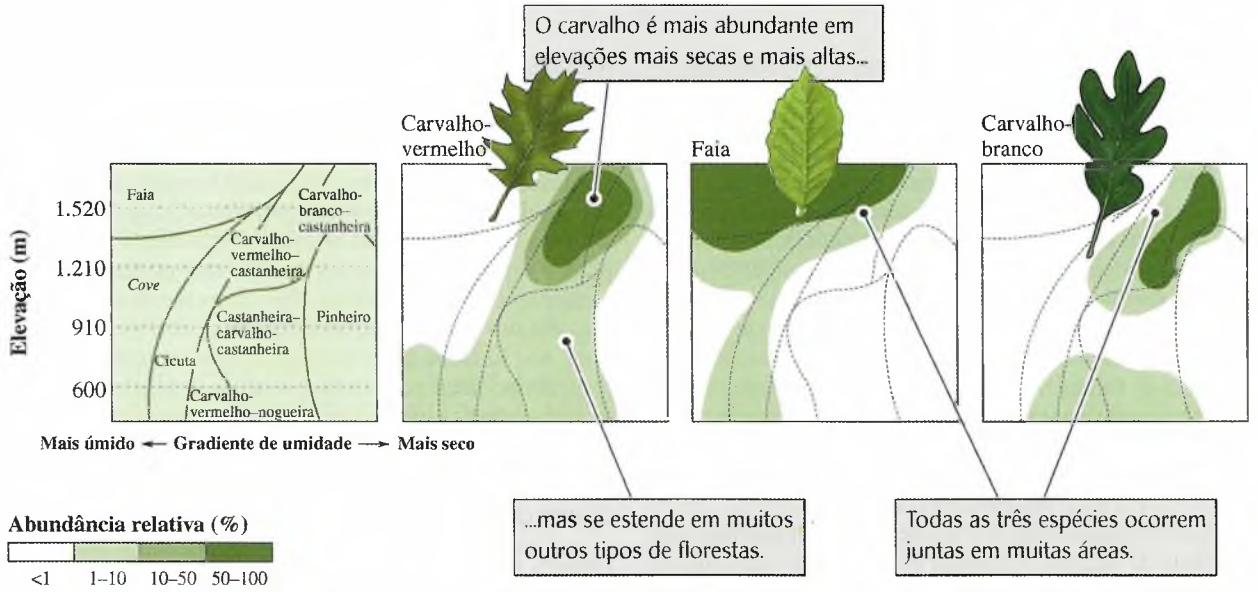


FIG. 18.8 A espécie de árvore dominante das Great Smoky Mountains mostra distribuições distintas mas sobrepostas. As fronteiras aproximadas dos grandes tipos de florestas em relação à elevação e à umidade do solo aparecem à esquerda. As distribuições de carvalho-vermelho, faia e carvalho-branco, contudo, não estão limitadas aos tipos de florestas com seus nomes. As abundâncias relativas foram medidas como a percentagem de caules com mais de 1 cm de diâmetro da espécie focal em amostras de cerca de 1.000 caules. Segundo R. H. Whittaker, *Ecol. Monogr.* 26:1–80 (1956).

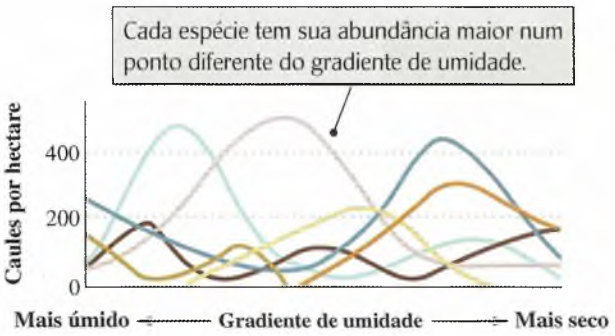


FIG. 18.9 Muitas análises de gradiente revelam estruturas de comunidades abertas. Whittaker descobriu este padrão quando registrou as distribuições de espécies de plantas ao longo de um gradiente de umidade de solo nas montanhas de Santa Catalina, sudeste do Arizona, na elevação de 1.830-2.140 metros. Segundo R. H. Whittaker e W. A. Niering, *Ecology* 46:429–452 (1965).

FIG. 18.10 As florestas tropicais abrigam a maior riqueza de espécies de quaisquer comunidades. O número de espécies diferentes de árvores na Ilha de Barro Colorado, no Panamá, é óbvio mesmo nesta fotografia aérea. Fotografia de Carl C. Hansen, cortesia do Smithsonian Tropical Research Institute.

vez determinam os níveis de luz, temperatura e umidade num determinado lugar.

Nas Great Smoky Mountains do Tennessee, Whittaker descobriu que as espécies arbóreas dominantes tinham distribuições ecológicas distintas, mas parcialmente sobrepostas ao longo de um gradiente de umidade e elevação, e também ocorriam amplamente fora das associações de plantas que levam seus nomes (Fig. 18.8). Por exemplo, o carvalho-vermelho cresce mais abundantemente em lugares relativamente secos em altas elevações, mas sua distribuição se estende sobre as florestas dominadas pela faia, o carvalho-branco, as castanheiras e mesmo as cicutas (uma conífera perene). De fato, o carvalho-vermelho é encontrado em toda a parte alta das Great Smoky Mountains. A faia prefere condições mais úmidas que o carvalho-vermelho, e o carvalho-branco atinge sua maior abundância em condições mais secas, mas todas as três espécies ocorrem juntas em muitas áreas. Nas Montanhas de Santa Catalina do sul do Arizona, Whittaker descobriu que muitas espécies ocupam distribuições ecológicas únicas, com seus máximos de abundância espalhados ao longo de um gradiente de umidade (Fig. 18.9). Estas distribuições são moldadas pelas adaptações das espécies às condições ambientais e às interações entre as espécies que competem umas com as outras ao longo do gradiente.

As medidas da estrutura da comunidade incluem o número de espécies e de níveis tróficos

Compreender como as comunidades variam de lugar para lugar é o primeiro passo para compreender os processos que influenciam a estrutura e o funcionamento dos sistemas ecológicos. Uma das medidas mais simples e reveladoras da estrutura de uma comunidade é o número de espécies que ela inclui. Esta medida é normalmente denominada de **riqueza de espécies**.

Os biólogos mal catalogaram as espécies de plantas e animais na Terra, sem falar nos micróbios. Cerca de 1,5 milhão de espécies foram descritas e nomeadas em todo o mundo; estimativas do total vão até as dezenas de milhões, sem incluir as bactérias e os vírus, cuja enorme variedade foi só recentemente revelada pelo sequenciamento de DNA em solos e águas. Como muitas espécies de plantas e animais — muitas das quais desconhecidas para ciência — estão se tornando raras ou extintas, os ecólogos estão tentando urgentemente aprender por que algumas comunidades têm mais diversidade biológica do que outras, e descobrir formas de preservar o máximo possível dessa herança natural.

Os naturalistas têm conhecimento há séculos de que mais espécies vivem nas regiões tropicais do que nas temperadas e boreais. Por exemplo, quando os ecólogos contaram todas as árvores, arbustos e plântulas numa área de 50 hectares na Ilha de Barro Colorado, uma ilha de 16 km^2 no Lago Gatun, Panamá (Fig. 18.10), encontraram mais de 300 espécies entre os 240.000 indivíduos com um diâmetro de 1 centímetro ou mais. Este número excede o número de espécies de árvores encontrado em todo o Canadá. As áreas de somente 1 hectare em algumas partes do Peru e Equador Amazônico contêm mais de 300 espécies; cada árvore individual em tal área pertence a uma espécie diferente! Como as florestas arbóreas, a maioria dos tipos de organismos apresentam sua mais alta riqueza nos trópicos.

Mesmo as comunidades biológicas mais simples contêm números enormes de espécies. Para gerenciar esta complexidade e caracterizar a estrutura das comunidades mais amplamente, os ecólogos normalmente dividem a diversidade em números de espécies preenchendo diferentes papéis no funcionamento das comunidades e dos ecossistemas. Uma forma simples de particionar as espécies é com respeito às suas relações de alimentação. Cada espécie pode ser colocada em um de vários **níveis tróficos** numa comunidade, assim denominada porque aqueles níveis correspondem a diferentes pontos na cadeia das relações de alimentação consumidor–recurso (*trophos* é a palavra grega para "nutrição"). As plantas e outros organismos **autótrofos** ("autonutrição"), que são os **produtores primários** no ecossistema, ocupam o nível de baixo. No próximo nível estão os consumidores dos produtores primários — herbívoros, desde formigas até zebras — que são chamados de **consumidores primários**. Diversos níveis de carnívoros — **consumidores secundários**,

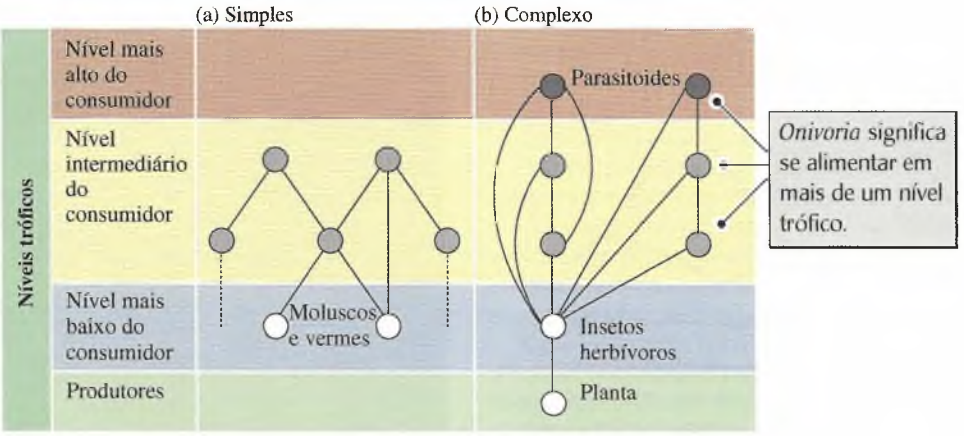


FIG. 18.11 Comunidades diferentes de riquezas de espécies semelhantes podem ter estruturas de teias alimentares diferentes. (a) Uma comunidade de lodo de entremaré contendo gastrópodes, bivalves e suas presas tem uma teia alimentar relativamente simples, envolvendo somente uma espécie onívora. (b) Uma teia alimentar baseada na planta *Baccharis*, seus insetos herbívoros e seus parasitoides é mais complexa, envolvendo diversas espécies onívoras. Nos diagramas de teia alimentar como este, as linhas ligam os recursos abaixo do consumidor que está acima. Nem todas as espécies de presas estão mostradas. Segundo S. L. Pimm, *Food Webs*, Chapman & Hall, London and New York (1982).

terciários e assim por diante — residem nos níveis de cima dos consumidores primários. Os detritívoros são difíceis de classificar num nível trófico definido, contudo eles preenchem um papel distinto nos ecossistemas e podem ser considerados um grupo ecológico.

Dentro dos níveis tróficos, os ecólogos usam os tipos de recursos consumidos e os métodos ou locais de forrageamento para classificar as espécies em **grêmios**, que são grupos de espécies que se alimentam de recursos semelhantes e normalmente têm modos semelhantes de vida. Os membros dos grêmios não precisam ser parentes próximos. Por exemplo, as espécies de herbívoros poderiam ser classificadas em grêmios de comedores de folhas, de caules, mastigadores de raízes, sorvedores de néctar ou cortadores de brotos. Nos desertos do sudoeste dos Estados Unidos, muitas espécies de roedores, formigas e aves consomem sementes, e assim são classificados juntos num grêmio de comedores de sementes.

As relações de alimentação organizam as comunidades em teias alimentares

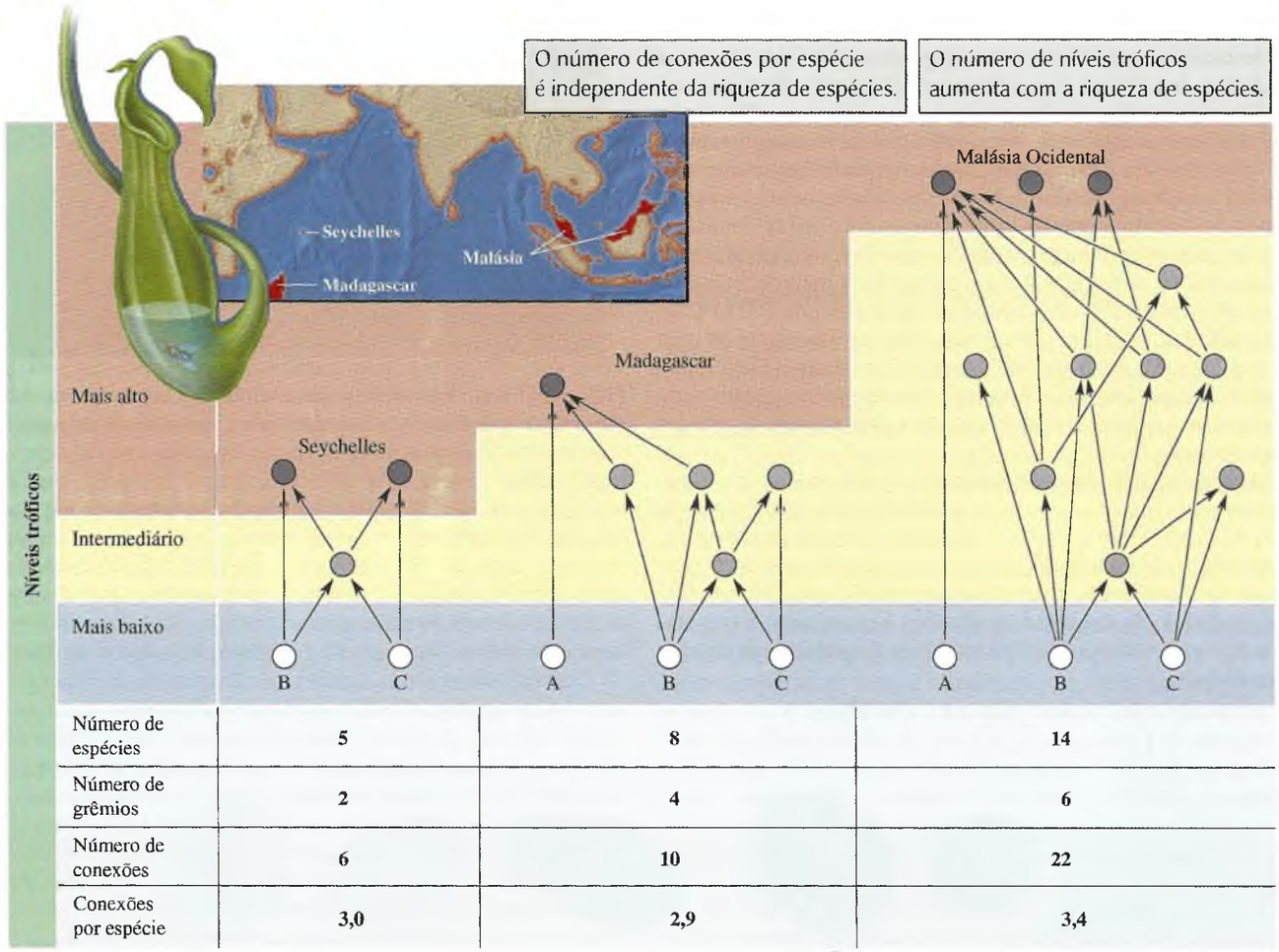
Os ecólogos usam as relações de alimentação para descrever a estrutura de uma comunidade. Considere uma única cadeia alimentar consistindo em níveis tróficos: na parte de baixo está uma planta, que é alimento de um determinado tipo de lagarta. A lagarta é por sua vez comida por uma ave, que pode ser predada por um felino. Cada um destes consumidores obtém energia dos nutrientes de que precisa a partir de seus recursos alimentares. Assim, diz-se que a energia e os nutrientes podem viajar para cima na cadeia alimentar, desde a planta até o felino. As relações de alimentação são mais complexas do que este quadro simples sugere, contudo. A maioria dos consumidores come somente uns poucos de muitos tipos de recursos disponíveis a eles, embora raro seja o recurso comido por somente um único tipo de consumidor. A energia e os nutrientes seguem muitas vias diferentes e interconectadas através do ecossistema, coletivamente denominadas de **teia alimentar**. As interações de alimentação representadas pela teia alimentar têm efeitos profundos na riqueza de espécies da comunidade e em sua produtividade e estabilidade.

Os efeitos da riqueza de espécies sobre a estrutura da teia alimentar

Como vimos, dois atributos importantes da comunidade são a riqueza de espécies e as relações de alimentação capturadas nas teias alimentares. Há qualquer relação entre estes dois atributos? As duas teias alimentares na Fig. 18.11 retratam números semelhantes de espécies organizadas em relações notavelmente diferentes. A comunidade de lodo entremarés (Fig. 18.11a) é relativamente simples, tendo sete conexões entre as sete espécies retratadas no diagrama, com somente uma espécie consumindo os recursos em mais de um nível trófico. Por outro lado, a comunidade planta–inseto–parasitoide (Fig. 18.11b) é complexa; ela exibe doze conexões entre oito espécies e diversos casos de **onivoria** (alimentação em mais de um nível trófico).

Podemos classificar a complexidade de uma teia alimentar pelo seu número de conexões de alimentação e níveis tróficos. As comparações de teias alimentares sugerem que o número de conexões de alimentação *por espécie* é independente da riqueza de espécies da comunidade, como mostrado na Fig. 18.12 para conjuntos de invertebrados, que se forma na água capturada por plantas "tanque".[1] Assim, o número de interações que cada espécie tem uma com a outra é independente da diversidade total da comunidade. Contudo, uma outra generalização que emergiu destas comparações é que o número de níveis tróficos, e o número de grêmios dentro dos níveis tróficos, aumenta com a riqueza de espécies. Esta tendência é também aparente nas teias alimentares das comunidades de plantas tanque. Assim, uma riqueza de espécie crescente está normalmente associada a uma

[1] N.R.T.: No original, *pitcher plants*, que inclui muitas espécies de plantas carnívoras; o autor trata do conjunto de animais que vivem ou caem dentro desse tipo de plantas que possui uma estrutura em forma de tanque que armazena água ou líquido, possibilitando um ambiente para muitos invertebrados.



Número de espécies	5	8	14
Número de grêmios	2	4	6
Número de conexões	6	10	22
Conexões por espécie	3,0	2,9	3,4

FIG. 18.12 Uma riqueza de espécie recente está associada com uma complexidade de teia alimentar crescente. Estes diagramas de teia alimentar para as comunidades de invertebrados vivendo em plantas tanque *Nepenthes* em diferentes regiões bordejando o Oceano Índico mostra uma diversidade ecológica crescente (mais níveis tróficos e grêmios dentro dos níveis tróficos) e cadeias alimentares mais longas, mas números semelhantes de conexões de alimentação por espécie, com uma riqueza de espécie crescente. As fontes de alimento são insetos vivos (A), insetos recentemente afogados (B) e restos orgânicos mais antigos (C). Segundo R. A. Beaver, *Ecol. Entomol.* 10:241–248 (1985).

crescente complexidade de teia alimentar. O modo como estes atributos de comunidades são determinados e as suas consequências para o funcionamento das comunidades permanece como uma área ativa de pesquisa ecológica.

Efeito da estrutura da teia alimentar sobre a diversidade de espécies

Vimos que a diversidade de espécies pode aumentar a complexidade da teia alimentar mas, inversamente, as relações de alimentação podem afetar a diversidade de espécies numa comunidade. Por exemplo, quando um predador controla a população do que seria um competidor dominante, ele pode possibilitar a sobrevivência de competidores inferiores. Assim, o número de espécies num nível trófico determinado dentro de uma teia alimentar pode depender do consumo pela espécie que se encontra nos níveis tróficos mais altos.

Robert Paine, da Universidade de Washington, foi um dos primeiros ecólogos a responder à relação entre a organização da teia alimentar e a diversidade da comunidade. Lembre-se, do Capítulo 16, do experimento no qual ele removeu estrelas-do-mar predadoras de áreas de costões rochosos ao longo da costa de Washington. Em consequência, a presa primária da estrela-do-mar, o mexilhão *Mytilus*, se espalhou rapidamente, expulsando os outros organismos das áreas experimentais e reduzindo a diversidade e a complexidade das teias alimentares locais, particularmente a diversidade dos herbívoros (veja a Fig. 16.17). Em outro experimento, Paine mostrou que o mesmo princípio se aplica à diversidade de produtores primários. A remoção do ouriço-do-mar *Strongylocentrotus*, um herbívoro, permitiu que um pequeno número de algas competitivamente superiores dominassem uma área, expulsando muitas espécies efêmeras ou resistentes à pastagem.

John Terborgh, da Universidade Duke, e seus colegas descreveram um exemplo espetacular deste efeito do consumidor num experimento não intencional de remoção de predador nas florestas pluviais da Venezuela. As águas subindo atrás de uma represa construída para energia hidroelétrica isolaram diversos pequenos fragmentos (0,25–0,9 ha) de florestas em morros, agora ilhas circundadas por água. Estes fragmentos eram mui-

to pequenos para sustentar predadores dos herbívoros maiores, incluindo macacos e iguanas-verdes, e assim as populações destes herbívoros cresceram vertiginosamente. Os macacos atingiram densidades equivalentes a 1.000 indivíduos por km^2 nas ilhas livres de predador, em comparação com os 20–40 por km^2 nas ilhas continentais adjacentes. Os tatus desapareceram das ilhas, e assim as formigas cortadoras de folhas também ficaram livres dos predadores, e suas densidades aumentaram de menos de 1 colônia por 4 hectares para entre 1 e 7 colônias por hectare. Este "derretimento" estrondoso do ecossistema afetou a regeneração das árvores. As florestas continentais não perturbadas contêm 200–400 pequenas plântulas por 500 m^2; nas ilhas isoladas, as plantas foram reduzidas para somente 39 caules por 500 m^2, e em média somente 136 caules. Em consequência, a regeneração da floresta foi severamente rompida nas ilhas, e tanto a produtividade quanto a diversidade de plantas despencaram.

Muitos experimentos de remoção de tais predadores mostram que alguns consumidores podem manter a diversidade entre as espécies de recurso, e, portanto, influenciar a estrutura de uma comunidade (Fig. 18.13). Tais espécies são chamadas de **consumidores-chave**, porque quando eles são removidos, o edifício da comunidade desaba. Assim, manter populações de consumidores-chave é vital para a estabilidade de uma comunidade.

FIG. 18.13 A eliminação experimental de consumidores-chave mostra sua influência no controle sobre a diversidade de espécies. A área experimental no lado direito da fotografia foi borrifada com inseticida por 8 anos; a área esquerda é uma área de controle não borrifada. O inseticida impediu as populações do besouro crisomélido *Microrhopala vittata* de atingir níveis de surto e desfolhar a vara-dourada (*Solidago altissima*), sua planta preferida. Consequentemente, a vara-dourada passou a dominar a área borrifada e sombreou muitas outras espécies que crescem na área de controle mais diversa. Cortesia de Walter Carson, de W. P. Carson e R. B. Root, *Ecol. Monogr.* 70:73–99 (2000).

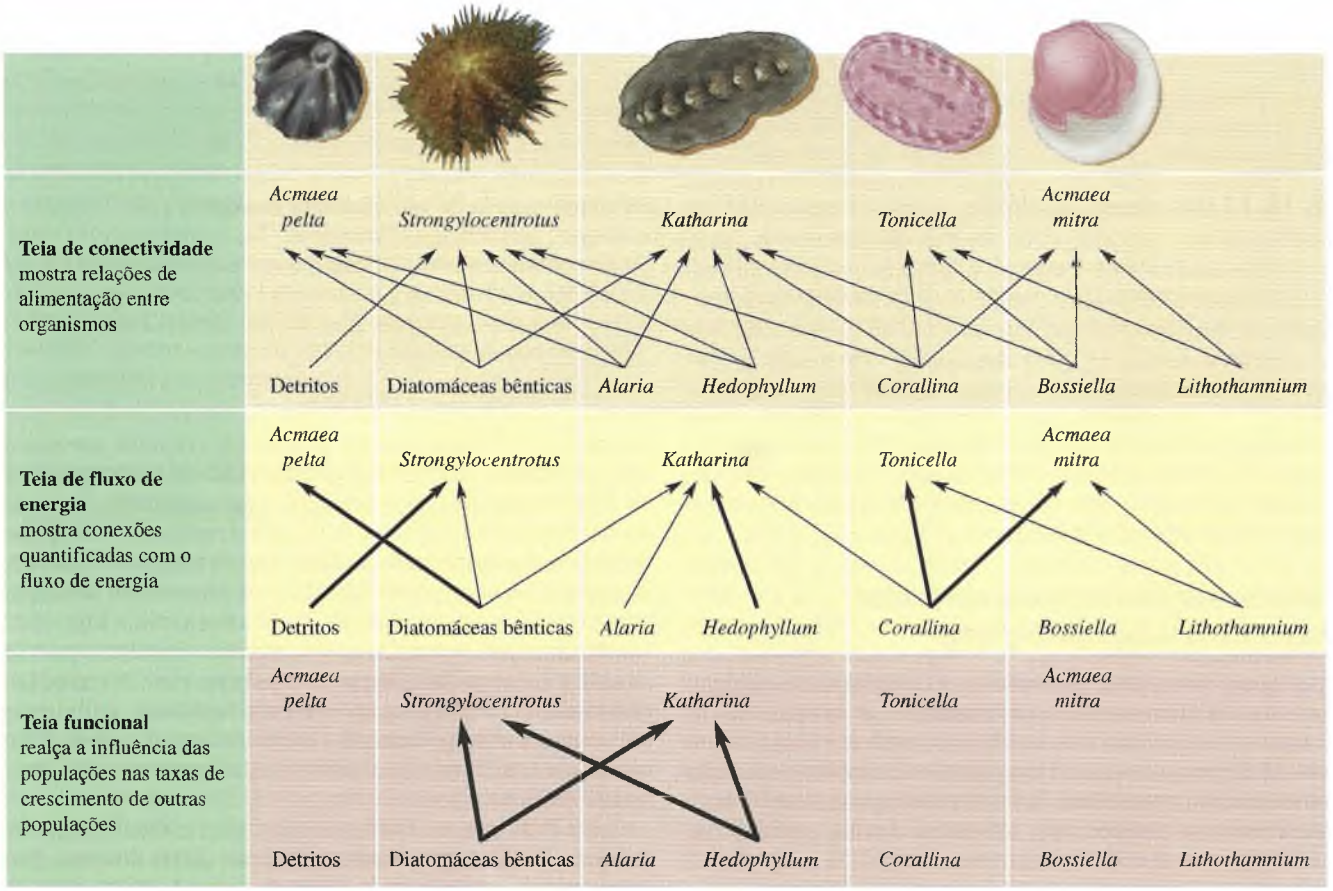


FIG. 18.14 Os ecólogos usam três abordagens para deduzir as relações tróficas. Três tipos de diagramas de teia alimentar, aqui aplicados às espécies de uma zona entremaré rochosa na costa de Washington, mostram diferentes formas pelas quais as espécies influenciam umas às outras dentro das comunidades. A espessura da seta reflete a intensidade da relação. Segundo R. T. Paine, *J. Anim. Ecol.* 49:667–685 (1980).

Uma variedade de tipos de teias alimentares

As relações consumidor–recurso representadas nas teias alimentares são a chave para compreender a organização da comunidade. Robert Paine distinguiu os diferentes tipos de teias alimentares que descrevem as diferentes formas pelas quais as espécies influenciam umas às outras dentro das comunidades. As **teias de conectividade** realçam as relações de alimentação entre as espécies, retratadas como conexões numa teia alimentar. As **teias de fluxo de energia** representam um ponto de vista ecossistêmico, no qual as conexões entre as espécies são codificadas pelo fluxo de energia entre um recurso e seu consumidor. Nas **teias funcionais**, a importância de cada espécie em manter a integridade de uma comunidade é refletida na sua influência nas taxas de crescimento das populações das outras espécies. Este papel controlador, que pode ser revelado somente por experimentos, não precisa corresponder à quantidade de energia fluindo através de uma determinada conexão na teia alimentar, como mostrado para a teia alimentar de entremaré na Fig. 18.14. Note que alguns consumidores, como o molusco *Acmaea pelta* e *A. mitra* e o quíton *Tonicella*, ingerem considerável energia alimentar, mas a remoção destes consumidores não tem efeito detectável na abundância de seus recursos. O controle mais efetivo foi exercido pela estrela-do-mar *Strongylocentrotus* e o quíton *Katharina*, que podem ser considerados consumidores-chave neste sistema.

Algumas influências viajam por rotas incomuns através das teias alimentares. Por exemplo, num estudo de caracóis (*Littorina*) pastando sobre algas em costões rochosos, os investigadores notaram que os caracóis infectados com vermes trematoides tornavam os pastadores menos eficientes, provavelmente porque os parasitas interferiam com a digestão. A presença dos parasitas resultou em densidades de algas muito mais altas e uma mudança na composição das espécies das algas. Uma sequência mais indireta de eventos explicou o efeito das raposas sobre a vegetação das ilhas na cadeia das Montanhas Aleutas do Alasca. As raposas nestas ilhas predam principalmente aves marinhas. Quando as raposas estão presentes, as aves marinhas são menos comuns, e transferem menos material fecal rico em nutrientes produzidos de suas presas marinhas para as ilhas. Em consequência, a fertilidade do solo e a produção de plantas caem, e a paisagem muda de uma comunidade de plantas dominadas por gramíneas para uma comunidade dominada por arbustos (Fig. 18.15).

A estrutura da teia alimentar influencia a estabilidade das comunidades

As consequências dramáticas da remoção dos consumidores de teias alimentares levaram os ecólogos a se perguntarem se as diferenças nas estruturas das teias alimentares poderiam afetar a estabilidade das comunidades. É um determinado arranjo de relações de alimentação entre as espécies intrinsecamente mais estável do que um arranjo diferente entre o mesmo número de espécies? Quão importante é a estabilidade da teia alimentar para a estrutura das comunidades?

A *estabilidade*, naturalmente, tem muitos significados. A estabilidade ao longo do tempo ecológico tem dois componentes essenciais, constância e resiliência. A **constância** é a medida da capacidade do sistema em resistir a mudanças em face de influências externas; de fato, a constância é às vezes denominada de *resistência*. A **resiliência** é a capacidade de um sistema em retornar a algum estado de referência após uma perturbação. A resiliência, como a regulação de população dependente da densidade, implica que o sistema tem processos internos que podem compensar a mudança induzida pela perturbação. No caso das populações, as taxas de natalidade crescentes ajudam a restaurar uma população à sua capacidade de suporte após uma redução em seus números. A resiliência nas comunidades também depende das mudanças nas taxas de natalidade e mortalidade, mas com a influência adicional das interações entre as espécies.

(a) (b)

FIG. 18.15 A predação da raposa sobre aves marinhas transforma as comunidades de plantas numa ilha subártica. (a) Na Ilha Buldir, onde as raposas estão ausentes, a comunidade de plantas é dominada pelas gramíneas. (b) Na Ilha Ogangan, onde as raposas estão presentes, a comunidade é dominada por arbustos e euforbiáceas. De D. A. Croll et al., *Science* 307:1959–1961 (2005).

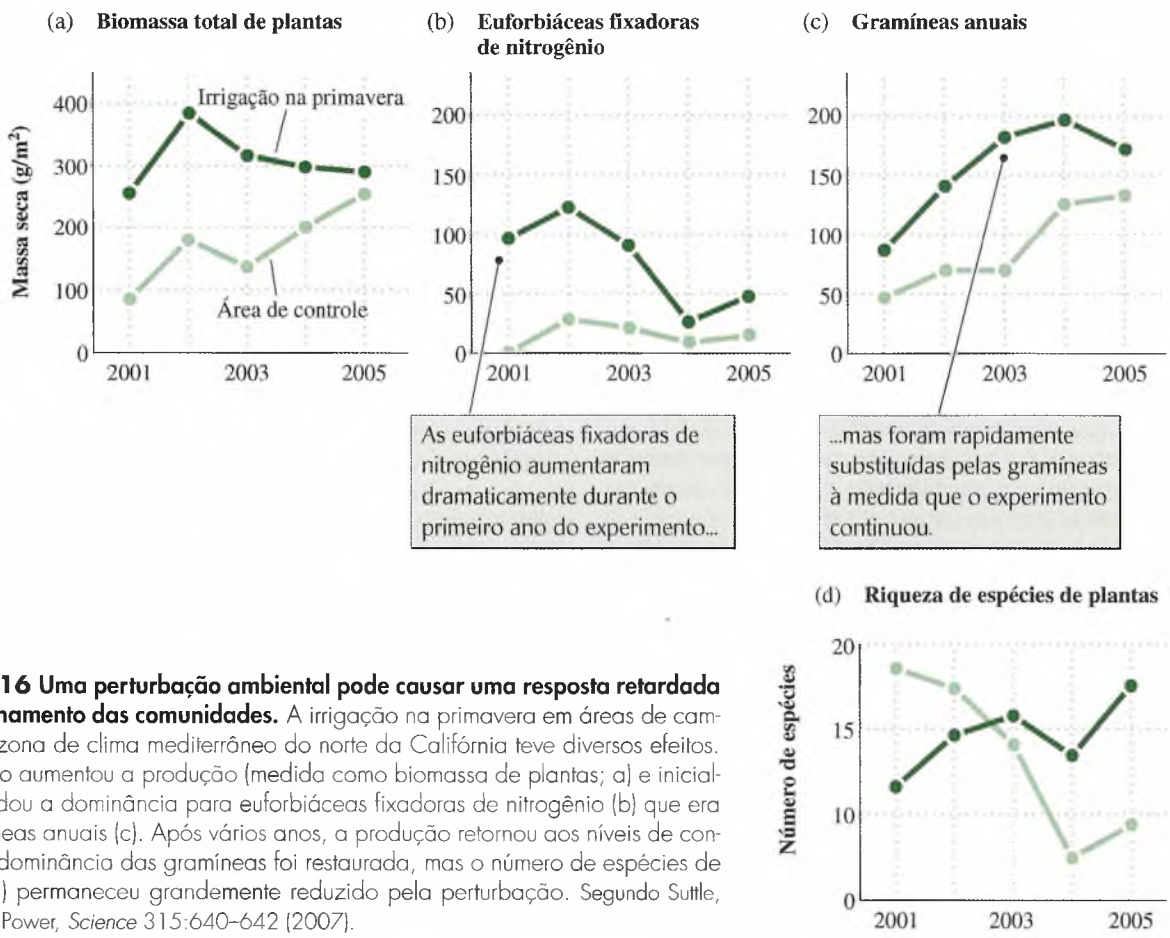


FIG. 18.16 Uma perturbação ambiental pode causar uma resposta retardada no funcionamento das comunidades. A irrigação na primavera em áreas de campo numa zona de clima mediterrâneo do norte da Califórnia teve diversos efeitos. A irrigação aumentou a produção (medida como biomassa de plantas; a) e inicialmente mudou a dominância para euforbiáceas fixadoras de nitrogênio (b) que era de gramíneas anuais (c). Após vários anos, a produção retornou aos níveis de controle, e a dominância das gramíneas foi restaurada, mas o número de espécies de plantas (d) permaneceu grandemente reduzido pela perturbação. Segundo Suttle, Thomsen e Power, *Science* 315:640–642 (2007).

Um experimento conduzido no norte da Califórnia em campos ilustra as respostas complexas das comunidades às perturbações ambientais. Este experimento testou a resiliência da comunidade de campo em resposta à mudança do clima. Kenwyn Suttle e Meredith Thomsen, no laboratório de Mary Power da Universidade da Califórnia em Berkeley, regaram áreas de campo no fim da primavera por um período de cinco anos, de fato estendendo a estação chuvosa normal nesta zona de clima mediterrâneo. A produção, medida como biomassa vegetal no fim da estação de crescimento, aumentou grandemente nas áreas regadas em comparação com as áreas de controle não regadas. O surto inicial na produção foi particularmente evidente nas euforbiáceas fixadoras de nitrogênio, que se tornaram mais produtivas do que as gramíneas anuais no sistema. Após 4 ou 5 anos, contudo, a produção retornou ao nível das áreas de controle, e as gramíneas anuais recuperaram sua dominância (Fig. 18.16). Evidentemente, ajustes na composição de espécies da comunidade causaram uma volta ao equilíbrio original da produção pelas euforbiáceas fixadoras de nitrogênio e pelas gramíneas. Contudo, a riqueza das espécies de plantas nas áreas experimentais caiu marcantemente. Neste experimento, o sistema precisou de vários anos para se estabilizar no novo padrão de funcionamento de ecossistema. A despeito da aparente resiliência de alguns atributos do ecossistema, os resultados do experimento foram alarmantes ao sugerir que qualquer extensão da estação chuvosa resultante da mudança climática provavelmente levará a uma redução da riqueza de espécies no *habitat* de campo.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A diversidade de espécies ajuda as comunidades a retornar de perturbações? À medida que as atividades humanas crescentemente alteram a diversidade de espécies e a estrutura da teia alimentar das comunidades biológicas, é importante conhecer os efeitos destas mudanças sobre a estabilidade dos sistemas ecológicos. Quando uma comunidade é perturbada — por exemplo, por um incêndio ou uma doença epidêmica que varre através dela — quão rapidamente pode o sistema retornar ao seu estado original não perturbado? Os ecólogos estão especialmente interessados em saber se a remoção de espécies de uma comunidade, particularmente as espécies-chave, reduz a sua resiliência no rastro da perturbação.

Chris Steiner e seus colegas da Universidade de Rutgers atacaram esta questão montando comunidades de organismos em pequenas garrafas de água no laboratório. As comunidades eram simples, consistindo em produtores (algas), detritívoros (bactérias), consumidores de algas e bactérias (protozoários) e predadores onívoros (rotíferos). Para variar a diversidade de espécies e a estrutura da teia alimentar das comunidades, os pesquisadores selecionaram uma, duas ou quatro espécies de cada nível trófico, então desenvolveram estas comunidades de baixa, média e alta diversidade com suprimentos de baixo e alto nível de nutrientes. Após três semanas, o número de espécies em cada um dos tratamentos de diversidade tinha se estabilizado para cerca de quatro, seis e oito espécies, respectivamente em ambos os microcosmos de alta produtividade (alto nutriente) e baixa produtividade (baixo nutriente). Em seguida, para quantificar a resiliência, os pesquisadores simularam um episódio grande de mortalidade removendo 90% dos organismos de alguns dos microcosmos em cada

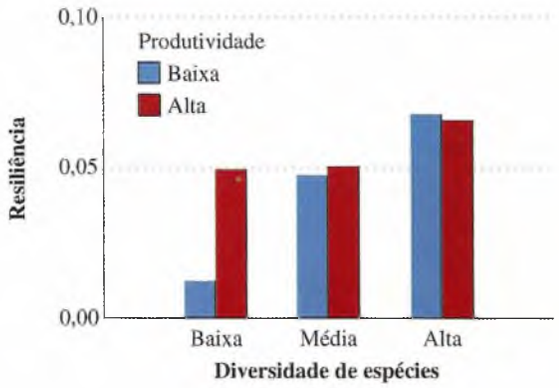


FIG. 18.17 A resiliência das comunidades aumenta com a diversidade. A resiliência das comunidades de algas, bactérias, protozoários e rotíferos no microcosmo do laboratório sob condições de baixa disponibilidade de nutrientes é maior em comunidades com mais espécies. A resiliência é medida como a taxa diária de retorno aos níveis da biomassa de controle (não perturbada). Segundo C. F. Steiner et al., *Ecology* 87(4):996–1007 (2006).

grupo de tratamento, e então mediram quão rapidamente a biomassa total daquelas comunidades retornava aos níveis dos controles não perturbados.

Nos tratamentos de alta produtividade, a resiliência diferiu pouco entre as comunidades de baixa, média e alta diversidade (Fig. 18.17). Por outro lado, nos tratamentos de baixa produtividade, a resiliência foi positivamente correlacionada com o número de espécies da comunidade. A resiliência pareceu depender principalmente das taxas reprodutivas rápidas de algumas espécies produtoras de algas, que foram capazes de aumentar rapidamente, proporcionando um recurso alimentar abundante para reconstruir as populações nos níveis tróficos mais altos. A maioria dos produtores atingiu taxas de alto crescimento sob os tratamentos de alta produtividade, mas as concentrações de nutrientes nos tratamentos de baixa produtividade limitaram o crescimento de algumas espécies de algas. A resiliência maior das comunidades mais diversas poderia não refletir a diversidade de espécies *per se*, no sentido de que espécies diferentes complementam-se umas às outras contribuindo para o funcionamento do sistema. Em vez disso, as comunidades mais diversas poderiam incluir, apenas devido ao acaso, uma ou mais espécies que conseguem sustentar um crescimento rápido sob condições de baixa nutrição.

Experimentos controlados como este de microcosmo de laboratório oferecem *insights* úteis sobre o papel que a diversidade de espécies representa na determinação da resiliência da comunidade. Contudo, como os experimentos de laboratório sobressimplificam a natureza, os ecólogos precisam examinar estas relações mais profundamente em condições mais naturais. As perdas de espécies em muitas partes do mundo aumentam a importância de se compreender como a diversidade influencia a capacidade das comunidades em responder às perturbações.

Há diversas formas pelas quais a diversidade de espécies pode influenciar a estabilidade da comunidade. Por um lado, uma estrutura de teia alimentar mais complexa poderia aumentar a estabilidade de uma comunidade se os predadores tivessem presas alternativas, em cujo caso seus tamanhos de população poderiam depender menos das flutuações nos números de uma espécie específica de presa. Além disso, onde a energia pode caminhar por muitas vias através de um sistema, o rompimento de uma via poderia meramente desviar mais energia para uma outra. Por outro lado, à medida que as comunidades se tornam mais diversas, as espécies exercem influências maiores umas sobre as outras através de suas várias interações; estas conexões biológicas, por sua vez, poderiam criar retardos de tempo desestabilizadores nos processos populacionais (veja os Capítulos 12 e 15).

As estruturas das teias de alimentação naturais, como aquelas mostradas nas Figs. 18.11 e 18.12, variam tremendamente. Contudo, nós presumimos que cada uma dessas teias alimentares persistiu por longos períodos do tempo ecológico e mesmo evolutivo, significando que todas são essencialmente estáveis, talvez com diferentes equilíbrios de constância e resiliência. Significa a variação na estrutura da teia alimentar que as regras de estabilidade dependem de determinados organismos e circunstâncias ecológicas? Ou não é a estabilidade uma consideração importante, em cujo caso a estrutura da teia alimentar, mais do que ser selecionada para estabilidade, meramente reflete as relações de alimentação de cada espécie que forma uma comunidade?

As comunidades podem alternar entre estados estáveis diferentes

Um sistema resiliente é capaz de retornar a um estado de "referência" após uma perturbação. Às vezes, contudo, um sistema pode ter mais do que um estado de referência. Discutimos estados estáveis alternativos no Capítulo 15 em relação à regulação da população. Lá, vimos que uma população poderia ter um estado de equilíbrio determinado principalmente pelos seus recursos e um outro, inferior, determinado por seus predadores e parasitas. Em qualquer dos pontos, a população permanece estável, significando que pequenas perturbações são seguidas por um retorno ao ponto de referência.

As comunidades biológicas, que, acima de tudo, consistem em populações múltiplas, podem também apresentar estados estáveis alternativos. Trocar uma comunidade inteira entre estados estáveis alternativos requer uma perturbação externa mais dramática, como a remoção de um consumidor-chave. Uma comunidade poderia ter estados estáveis alternativos quando seus membros diferem em suas respostas a um importante fator ambiental. Por exemplo, se uma espécie-chave prospera em uma área de temperatura mais baixa do que outra espécie-chave, o caráter da comunidade poderia mudar de um modo súbito com o aquecimento global à medida que uma espécie substituir a outra.

Tais transições entre estados estáveis alternativos ocorrem na fronteira pradaria–floresta no meio-oeste dos Estados Unidos. Durante os anos de chuva abundante, o fogo é suprimido, e as árvores avançam sobre as pradarias, sombreiam as espécies daquele sistema e substituem o campo por floresta, se as condições de umidade persistirem. Com a persistência de anos secos, as florestas se tornam mais secas e os incêndios da pradaria mais frequentes. Estes incêndios podem penetrar nas florestas e abri-las para a colonização pelas plantas da pradaria. Assim, um mecanismo de promoção ambiental pode mudar a comunidade entre estados alternativos. Estes estados tendem a ser estáveis uma vez formados, porque as florestas suprimem o fogo ao reter umidade, e as plantas de pradaria, cujos rizomas subterrâneos e as coroas radiculares resistem aos efeitos do incêndio, encorajam o incêndio através da acumulação de abundante material orgânico inflamável acima do solo.

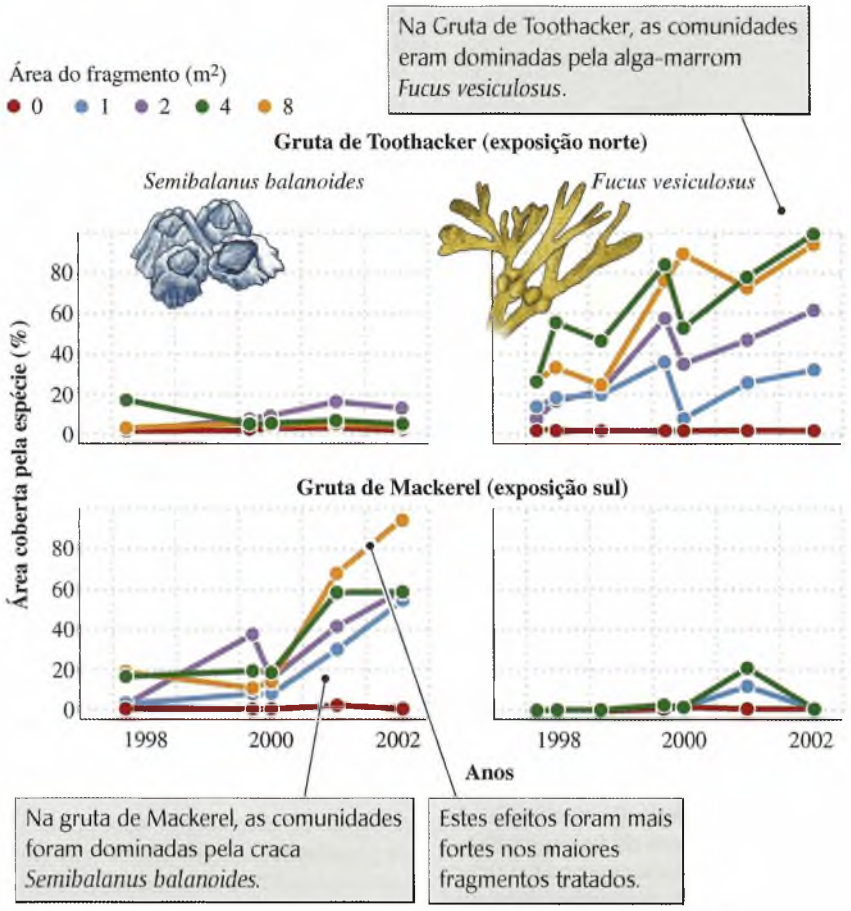


FIG. 18.18 A remoção dos organismos numa comunidade de zona entremarés rochosa de New England resulta na substituição por uma comunidade dentre novas diversas possíveis. Neste experimento, os pesquisadores limparam a alga rochosa *Ascophyllum nodosum* de fragmentos de 1 m² a 8 m² de área e observaram as comunidades que se desenvolveram naqueles fragmentos ao longo de 5 anos. Segundo P. S. Petraitis e S. R. Dudgeon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 326:14–26 (2005).

ECÓLOGOS EM CAMPO

Imitando os efeitos do arraste do gelo sobre a costa rochosa do Maine. Diversos tipos de perturbações têm se mostrado capazes de trocar as comunidades entre estados estáveis alternativos. Por exemplo, trabalhando na zona entremaré dos costões rochosos do Maine, os ecólogos da Universidade da Pensilvânia Peter Petraitis e Steve Dudgeon limparam áreas dominadas por algas rochosas *Ascophyllum nodosum* para imitar o efeito do arraste do gelo no inverno, que ocorre frequentemente na área. As áreas limpas eram de 1, 2, 4 e 8 m² de tamanho. As clareiras — especialmente as maiores — foram rapidamente colonizadas pela alga marrom *Fucus vesiculosus* e a craca *Semibalanus balanoides*, e sua presença impediu o restabelecimento da alga rochosa durante os 5 anos do experimento.

A nova comunidade que se formou após a perturbação dependeu da exposição da costa rochosa (Fig. 18.18). Os sítios de face norte se tornaram dominados pelas cracas e os sítios de face sul por *Fucus*. Neste caso, a troca de um estado alternativo dependeu da capacidade de colonização fraca de *Ascophyllum* comparada com *Fucus* e cracas. Restou para ser analisado se os fragmentos abertos voltariam a ser cobertos com *Ascophyllum* durante os períodos mais longos à medida que as algas rochosas gradualmente excluíssem por competição o *Fucus* e as cracas. Contudo, a raspagem do gelo periódica poderia claramente manter a região com um mosaico de tipos diferentes de comunidades existindo sob condições ambientais que seriam de outra forma idênticas. ▌

Os níveis tróficos são influenciados de cima pela predação e de baixo pela produção

Vimos nos Capítulos 14 e 15 que os predadores podem deplecionar as populações de suas presas dramaticamente. Este princípio pode aplicar-se igualmente bem para níveis tróficos inteiros. Num artigo clássico publicado em 1960, três ecólogos da Universidade de Michigan, Nelson Hairston, Frederick Smith e Larry Slobodkin, sugeriram que a Terra é verde porque os carnívoros deplecionam as populações de herbívoros, que de outra forma consumiriam a maior parte da vegetação. Quando os efeitos indiretos das interações consumidor–recurso avançam pelos níveis tróficos adicionais de uma comunidade, este fenômeno é chamado de **cascata trófica** (Fig. 18.19). Quando os níveis tróficos mais altos determinam os tamanhos dos níveis abaixo deles, a situação é denominada de um **controle *top–down***. Quando o tamanho do nível trófico é determinado pela taxa de produção de seu recurso alimentar, a situação é denominada de um **controle *bottom–up***.

Os ecólogos têm debatido as capacidades relativas dos mecanismos *top–down* e *bottom–up* por muitos anos. Quando os experimentalistas removem predadores de uma comunidade, as populações de herbívoros normalmente aumentam tão rapidamente que dizimam os recursos de plantas das quais se alimen-

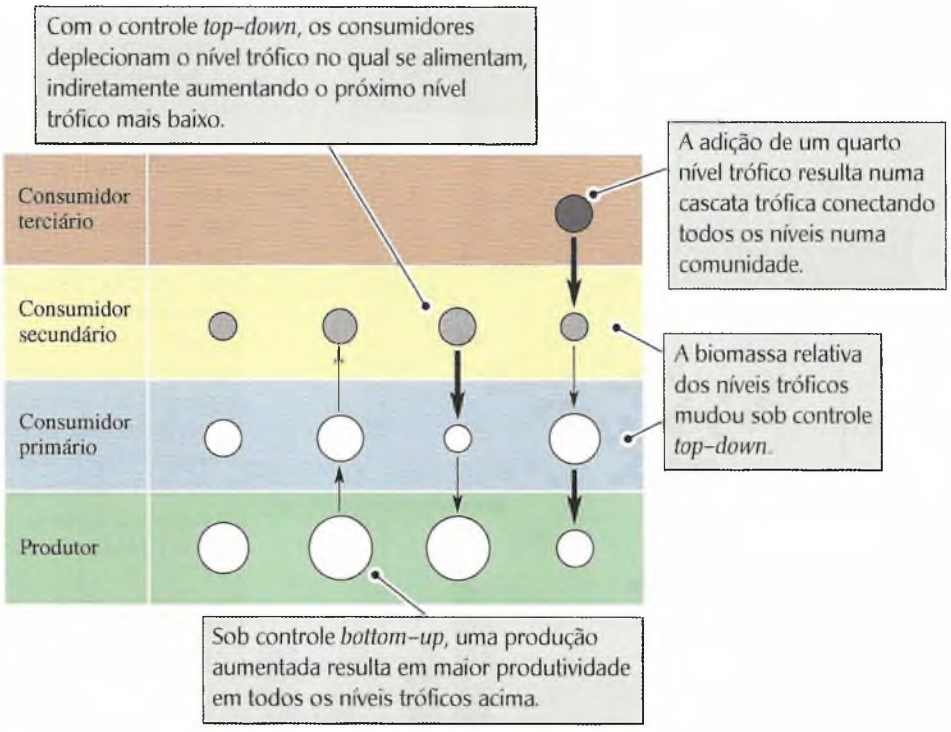


FIG. 18.19 A estrutura trófica de uma comunidade pode ser determinada pelo controle *bottom–up* ou *top–down*.

tam. Vimos um exemplo antes, neste capítulo, das ilhas isoladas pela inundação na Venezuela que ficaram muito pequenas para sustentar os predadores do topo. Por outro lado, as plantas podem controlar as populações de herbívoros de baixo para cima, assim por dizer, resistindo ao consumo por meio de vários compostos secundários (veja o Capítulo 14). Analogamente, poderíamos esperar o controle *top–down* em muitos ecossistemas aquáticos, porque as plantas e algas aquáticas, especialmente o fitoplâncton, são muito mais comestíveis do que a maioria da vegetação terrestre (veja o Capítulo 22).

Um levantamento da densidade de zooplâncton e fitoplâncton nos lagos naturais por Mathew Leibold e seus colegas da Universidade de Chicago mostrou que a densidade do zooplâncton (seus consumidores primários) variou em paralelo com a densidade do fitoplâncton (os produtores), um padrão consistente com o controle *bottom–up* (Fig. 18.20a). Quando os pesquisadores adicionaram peixes predadores aos lagos experimentais, contudo, eles diminuíram a densidade do zooplâncton, e a abundância de fitoplâncton aumentou na maioria dos casos, às vezes por um fator de mais de 10, indicando um controle *top–down* (Fig. 18.20b). Estes resultados sugerem que a produção geralmente determina a densidade das populações se alimentando nos níveis tróficos mais altos em ecossistemas aquáticos, mas as interações *top–down* podem, contudo, estreitar o tamanho dos níveis tróficos.

Lars-Anders Hansson e seus colegas da Universidade de Lund na Suécia investigaram os efeitos *bottom–up* na estrutura da comunidade em ecossistemas aquáticos adicionando nutrientes inorgânicos (fósforo e nitrogênio) à comunidade de microcosmos experimentais para intensificar sua produtividade. Os sistemas experimentais foram estabelecidos em centenas de tanques grandes e cilíndricos numa estufa e armazenados com três níveis tróficos (detritívoros bacterianos, flagelados e algas fotossintéticas e zooplâncton) ou quatro níveis tróficos (adicionando peixes como predadores do zooplâncton) (Fig. 18.21a). Os resultados do experimento revelaram tanto um controle *bottom–up* quanto um *top–down*. Em ambos os sistemas de três e quatro níveis, adicionar nutrientes inorgânicos aumentou as densidades da maioria dos níveis tróficos do sistema. Contudo, quando os peixes foram adicionados (o quarto nível trófico) os níveis de zooplâncton diminuíram em ambos os tratamentos de baixa e alta produtividade, e as densidades dos produtores aumentou (Fig. 18.21b).

Assim, como o levantamento comparativo de Leibold e os experimentos em lagos naturais, os experimentos de microcosmo de Hansson e seus colegas proporcionaram uma evidência de que a produtividade aumentada tende a aumentar a densidade de todos os níveis tróficos superiores. Contudo, os experimentos também mostraram que os consumidores podem deplecionar o tamanho do nível trófico imediatamente abaixo deles e multiplicar populações dois níveis abaixo. No sistema de três níveis, o zooplâncton pastando mudou as relações de dominância dos organismos no nível trófico do produtor. Em níveis baixos de nutrientes, os flagelados e as algas eram relativamente mais abundantes do que as bactérias; nos níveis mais altos, uma população crescente de zooplâncton deplecionou os flagelados e as algas e permitiu que as densidades de bactérias aumentassem. Esse experimento também demonstrou o princípio que discutimos junto com a dinâmica da predação (Capítulo 15), de que a produtividade aumentada numa população de recurso é normalmente passada para seus consumidores. Quando peixes foram adicionados ao microcosmo para construir um sistema de quatro níveis, eles impediram que o zooplâncton crescesse tanto quanto a adição de nutrientes, e as algas assim como as bactérias responderam aos altos níveis de nutrientes.

As cascatas tróficas *top–down* também ocorrem em sistemas marinhos. Os copépodes, por exemplo, podem substituir recursos alimentares à medida que os níveis de nutrientes mudam, estabelecendo uma mudança maciça em toda a teia alimentar (Fig. 18.22). Quando os nutrientes são abundantes, as grandes diatomáceas dominam o nível trófico do produtor, e os copépodes

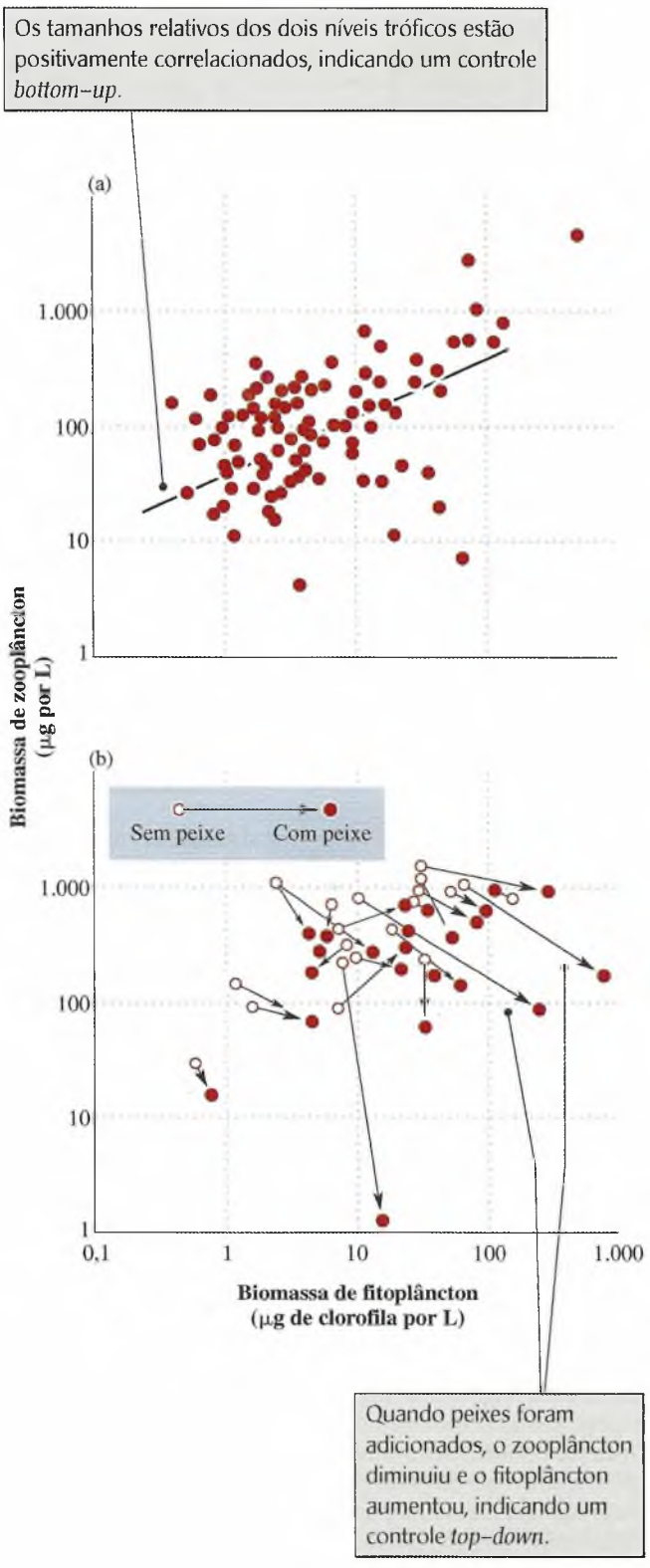


FIG. 18.20 A densidade do consumidor primário mostra os efeitos de ambas as influências *bottom–up* e *top–down*. (a) A relação entre a biomassa de zooplâncton e a biomassa de fitoplâncton em lagos naturais é mostrada em um intervalo de produtividade. (b) Introduzir peixes predadores nos lagos reduz as populações de zooplâncton e resulta num aumento da biomassa de fitoplâncton. As setas ligam os valores medidos para os mesmos lagos antes e depois da introdução dos peixes. Segundo M. A. Leibold et al., *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:467–494 (1997).

substituem sua dieta de protistas ciliados por diatomáceas. Em consequência, as populações de ciliados aumentam e seus recursos alimentares principais, pequenos tipos de algas, são grandemente reduzidos. Os níveis de nutrientes baixos favorecem o crescimento das pequenas algas sobre as diatomáceas, e assim os copépodes trocam para ciliados, e a queda na população de ciliados alivia as pequenas algas da pressão do consumidor. Assim, as mudanças nos níveis de nutrientes podem trocar o sistema entre estados estáveis alternativos. Os copépodes, eles próprios, sofrem a predação pela água-viva, cujos efeitos *top–down* dependem dos estados de nutrientes do sistema. Em níveis altos de nutrientes, a predação da água-viva sobre os copépodes reduz seu consumo das grandes diatomáceas, que então dominam o sistema e mantêm uma alta produtividade do ecossistema. Em níveis baixos de nutrientes, a predação da água-viva sobre os copépodes reduz seu consumo de ciliados, que resulta numa redução da biomassa das pequenas algas. Neste caso, o predador do topo — a água-viva — tem efeitos contrastantes na produtividade e biomassa do produtor do sistema.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Uma cascata trófica indo de peixes para flores. As cascatas tróficas causadas pelos predadores nas teias alimentares parecem ser onipresentes nas comunidades, e seus efeitos podem até mesmo cruzar ecossistemas diferentes. Tiffany Knight e colegas na Universidade da Flórida e na Universidade de Washington em St. Louis recentemente questionaram se as cascatas tróficas em pequenos lagos poderiam afetar as comunidades terrestres adjacentes.

Durante algum tempo, os ecólogos sabiam que os peixes agem como importantes predadores sobre os insetos em pequenos lagos, incluindo as larvas aquáticas das libélulas. Assim, os pequenos lagos contendo peixes tendem a ter menos larvas de libélulas. As larvas que sobrevivem eventualmente se metamorfoseiam em adultos voadores, que são importantes predadores de outros insetos voadores. Num estudo conduzido perto de Gainesville, Flórida, Knight e seus colegas compararam ambas as abundâncias de larvas e de libélulas adultas dentro e no entorno de quatro pequenos lagos que tinham sido alimentados com peixes e quatro sem peixes. Os pequenos lagos estavam separados por uma distância média de 1.000 metros. As larvas foram amostradas varrendo-se os pequenos lagos com redes, e as densidades das populações adultas foram avaliadas por observações visuais. Como esperado, os pequenos lagos com peixes produziram menos libélulas larvais e adultas do que os pequenos lagos sem peixes (Fig. 18.23).

Mas esta diferença na abundância de libélulas tem qualquer efeito sobre a comunidade terrestre? Muitas das presas capturadas por libélulas adultas, incluindo abelhas, moscas e borboletas, são polinizadores de plantas. Os investigadores raciocinaram que se as libélulas deplecionam as populações destes polinizadores, as flores nas vizinhanças dos pequenos lagos sem peixe receberiam menos visitantes polinizadores do que as flores próximas aos pequenos lagos com peixes. Isto é exatamente o que eles descobriram (Fig. 18.24).

Se uma diferença nas visitas de polinizadores influencia ou não a produção de sementes pelas plantas depende de se a produção de sementes é limitada pelo pólen. Em muitos estudos mostrou-se que as plantas estabelecem um número normal de sementes mesmo quando a quantidade de pólen que recebem é reduzido. Para testar a limitação de pólen, Knight e seus colegas adicionaram manualmente pólen a uma das plantas comuns na área de estudo, a erva-de-são-joão (*Hypericum fasciculatum*). Para as plantas crescendo próximo aos pequenos lagos sem peixes, aumentados de libélulas e deplecionados de polinizadores, a adição de pólen aumentou significativamente o conjunto de sementes, dessa forma demonstrando a limitação de pólen.

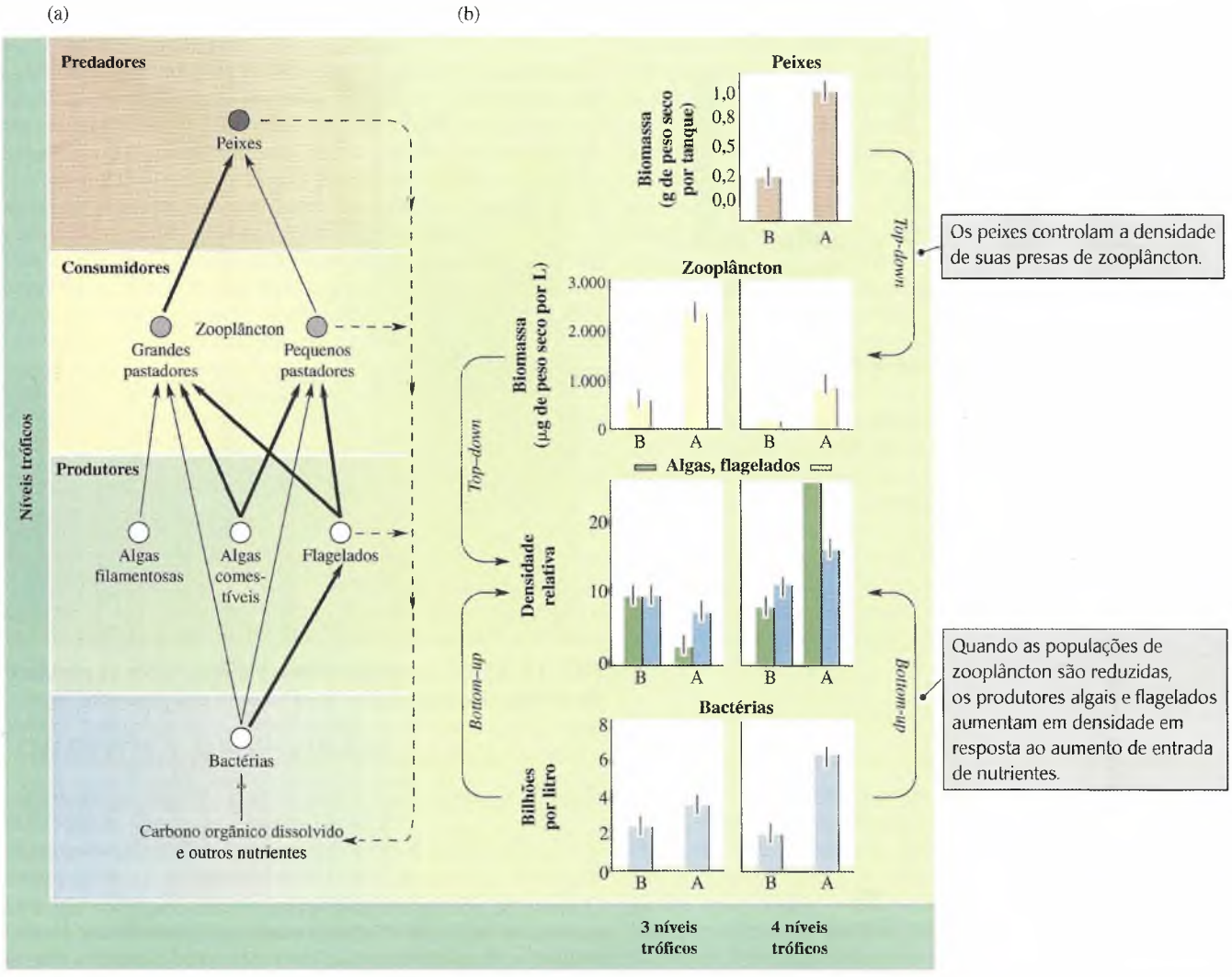


FIG. 18.21 A estrutura da comunidade e sua resposta às mudanças na produtividade depende do número de níveis tróficos. (a) As interações entre os níveis tróficos no microcosmo de Hansson et al. As setas grossas representam interações fortes. Setas finas, interações fracas. As setas tracejadas mostram excreção. (b) Biomassas relativas de cada nível trófico em microcosmos experimentais de três e quatro níveis com entradas de nutrientes baixa (B) e alta (A). Segundo L.-A. Hansson et al., *Proc. R. Soc. Lond.* B 265:901–906 (1998).

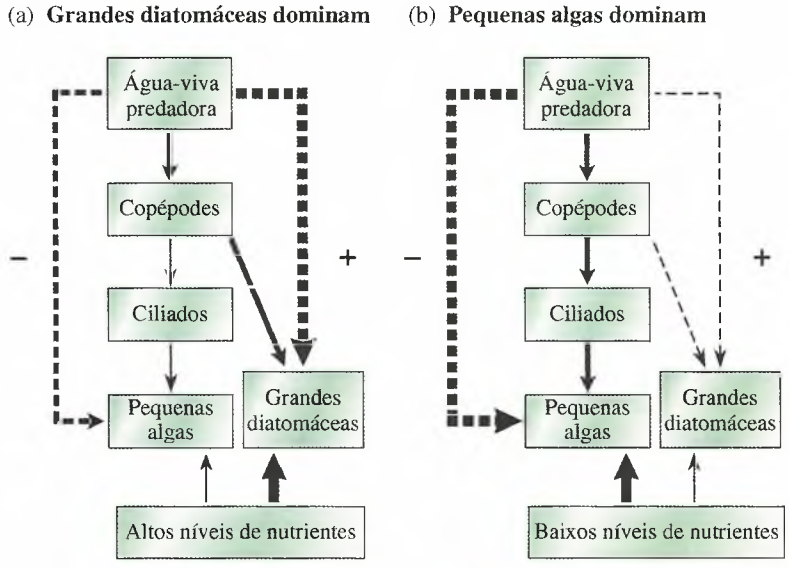


FIG. 18.22 Mudança nos níveis de nutrientes pode trocar uma comunidade marinha entre estados estáveis alternativos. (a) Altos níveis de nutrientes favorecem as grandes diatomáceas como produtores primários, que alimentam diretamente os copépodes. (b) Em baixos níveis de nutrientes, os copépodes se alimentam dos ciliados, que por sua vez se alimentam das pequenas algas. As setas tracejadas indicam efeito indiretos dos predadores sobre as algas. A espessura da seta é proporcional ao tamanho do efeito. Segundo H. Stibor et al., *Ecol. Lett.* 7:321-328 (2004).

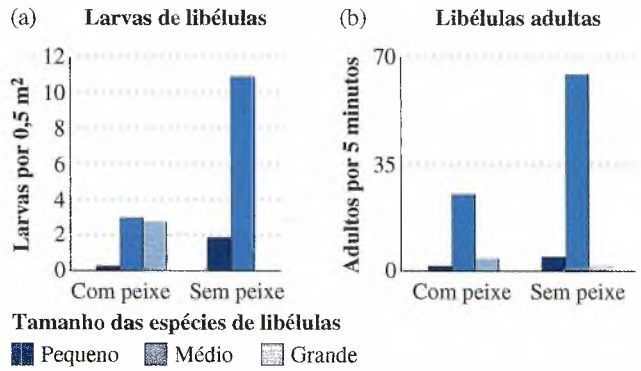


FIG. 18.23 A presença ou ausência de peixes nos lagos influencia as densidades de libélulas. Os pequenos lagos com peixes produziram menos larvas de libélulas (a) e menos libélulas adultas (b) do que os pequenos lagos sem peixe. Segundo T. M. Knight et al., *Nature* 437:880–883 (2005).

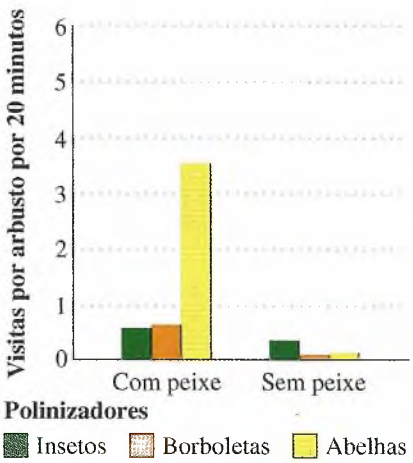


FIG. 18.24 A presença ou ausência de peixes em pequenos lagos pode influenciar as comunidades terrestres vizinhas. Os polinizadores fazem mais visitas aos indivíduos de uma espécie de planta comum (erva-de-são-joão) e vivem nas bordas dos pequenos lagos com peixes. Segundo T. M. Knight et al., *Nature* 437:880–883 (2005).

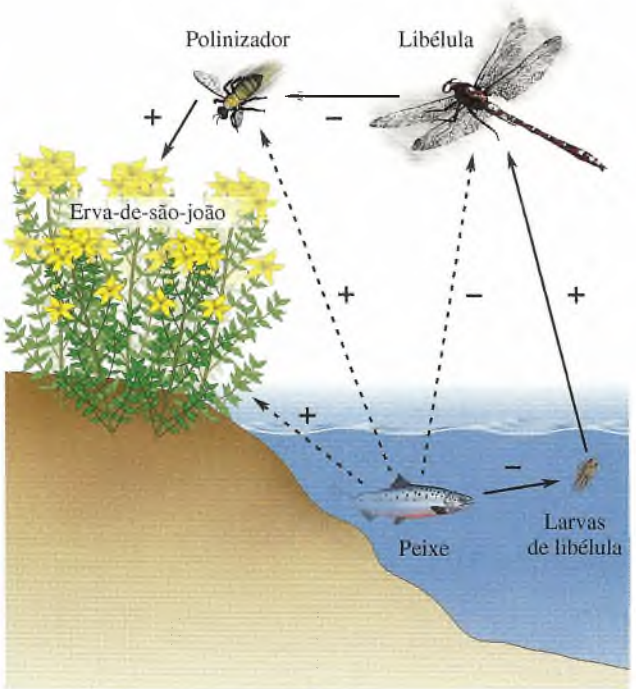


FIG. 18.25 Os peixes têm efeitos indiretos sobre as populações de diversas espécies dentro e no entorno dos pequenos lagos. As setas sólidas representam efeitos diretos, e as tracejadas, indiretos; a natureza do efeito é indicada por um + ou −. Os peixes têm efeitos indiretos, através de uma cascata trófica, sobre diversas espécies terrestres: libélulas adultas (−), polinizadores (+) e plantas (+). Segundo T. M. Knight et al., *Nature* 437:880–883 (2005).

O efeito da adição de pólen próximo aos pequenos lagos com peixes, onde os polinizadores eram mais abundantes, foi muito menor.

Desta série de experimentos, os pesquisadores foram capazes de demonstrar que a presença de peixes no pequeno lago reduziu a abundância de larvas de libélula, que reduziu a abundância de libélulas adultas, e portanto aumentou a abundância de polinizadores e o número de sementes produzidas pelas plantas da vizinhança. Em resumo, através de uma complexa cascata trófica, a adição de peixes a um pequeno lago aumentou o sucesso reprodutivo de uma planta em terra (Fig. 18.25).

RESUMO

1. Uma comunidade biológica é uma associação de populações interagindo. As questões acerca das comunidades respondem às origens evolutivas das propriedades da comunidade, às relações entre organização e estabilidade da comunidade, e à regulação da diversidade de espécies.

2. Os ecólogos caracterizam as comunidades em termos do número de espécies, sua organização em grêmios de espécies usando recursos semelhantes, e teias alimentares retratando as relações de alimentação entre as espécies.

3. As comunidades podem formar unidades discretas separadas por transições abruptas na composição das espécies ao longo dos transectos espaciais ou gradientes de condições ecológicas. Este padrão é conhecido como uma estrutura de comunidade fechada. Mais comumente, contudo, as espécies estão distribuídas ao longo de gradientes ecológicos independentemente das distribuições de outras espécies. Os ecólogos se referem a este padrão como uma estrutura de comunidade aberta.

4. As regiões de rápida troca de espécies, chamadas de ecótonos, às vezes ocorrem em fronteiras físicas estreitas ou acompanhando mudanças nas formas de crescimento que dominam um *habitat*. A transição aquática–terrestre proporciona um exemplo do primeiro tipo de ecótono, a transição pradaria–floresta representa um exemplo do segundo.

5. A distribuição de espécies ao longo de um gradiente experimental, denominada de conceito de *continuum*, pode ser visualizada por uma análise de gradiente, na qual a abundância de cada espécie é plotada contra um gradiente de uma ou mais condições ambientais. Os resultados da análise de gra-

diente realçam a estrutura aberta da maioria das comunidades.

6. Uma medida simples de uma comunidade é o seu número de espécies, ou riqueza de espécies. Dentro de comunidades, as espécies podem ser organizadas em níveis tróficos, que correspondem aos diferentes pontos na cadeia das relações de alimentação consumidor–recurso. Dentro dos níveis tróficos, as espécies podem ser ainda mais organizadas em grêmios, com base em recursos alimentares e formas de vida semelhantes.

7. A estrutura da comunidade pode ser esboçada por meio de diagramas de teia alimentar mostrando as relações de alimentação entre as espécies numa comunidade. A complexidade de uma teia alimentar pode ser caracterizada pelo número de conexões de alimentação por espécie e o número médio de níveis tróficos nos quais uma espécie se alimenta.

8. Experimentos de remoção de consumidores demonstram que os consumidores-chave podem manter a diversidade entre espécies de recurso e portanto influenciar a estrutura de uma comunidade.

9. As influências das espécies umas sobre as outras nas comunidades podem ser descritas por três tipos diferentes de teias alimentares. As teias de conectividade retratam as relações de alimentação entre as espécies, as de fluxo de energia mostram o fluxo de energia entre um recurso e seu consumidor, e as funcionais mostram a influência de uma espécie sobre as taxas de crescimento das populações de outra espécie.

10. A estabilidade das comunidades em resposta a mudanças no ambiente ou a adição ou remoção de espécies tem dois componentes. A constância depende da capacidade da comunidade em resistir à mudança, enquanto a resiliência é sua capacidade de retornar a algum estado de referência após uma perturbação. As perdas de espécies e a mudança de clima global devido às atividades humanas provavelmente alterarão a composição das comunidades e a sua estrutura.

11. A perda de um consumidor-chave, uma grande perturbação ou uma mudança nas condições ambientais pode deslocar uma comunidade de um estado estável para outro alternativo, normalmente com uma mudança dramática na estrutura e na composição das espécies.

12. As manipulações experimentais dos níveis tróficos mostram que os consumidores podem deplecionar o tamanho do nível trófico imediatamente abaixo deles, que indiretamente aumenta as populações dos níveis tróficos abaixo. Este efeito é denominado de controle *top–down*. Quando a produtividade de um nível trófico afeta a produtividade do nível trófico acima, o efeito é conhecido como controle *bottom–up*. Quando os efeitos indiretos das interações consumidor–recurso avançam sobre quatro ou mais níveis tróficos, o resultado é uma cascata trófica.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Quais são as diferenças entre as perspectivas de comunidade de Frederic E. Clements e Henry Gleason?

2. Quais são os paralelos conceituais entre o conceito de comunidade holística e comunidades fechadas? E entre o conceito de comunidade individualista e comunidades abertas?

3. Dado que as distribuições de muitos animais são determinadas pela composição de espécies da comunidade de plantas, o que poderia você prever acerca da diversidade de animais na área que circunda um ecótono?

4. Como os dados de Robert Whittaker sobre a composição de espécies de árvore ao longo dos gradientes de temperatura e umidade das montanhas proporcionam uma evidência contra a ideia de comunidades fechadas?

5. Compare e contraste as teias de alimentação de conectividade, de fluxo de energia e as funcionais.

6. Por que poderia você esperar que as comunidades com menos espécies conteriam também menos níveis tróficos?

7. Se uma comunidade pode apresentar estados estáveis alternativos, como poderia isso afetar a nossa perspectiva sobre a resiliência da comunidade?

8. O que significa quando se diz que uma comunidade apresenta um controle *top–down* em oposição ao controle *bottom–up*?

LEITURAS SUGERIDAS

Brown, J. H., and E. J. Heske. 1990. Control of a desert–grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250:1705–1707.

Carson, W. P., and R. B. Root. 2000. Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70:73–99.

Croll, D. A., et al. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* 307:1959–1961.

Grimm, V., and C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323–334.

Halpern, B. S., et al. 2005. Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecology Letters* 8:189–194.

Hansson, L.-A., et al. 1998. Consumption patterns, complexity and enrichment in aquatic food chains. *Proceedings of the Royal Society of London B 265:901–906.*

Knight, T. M., et al. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437:880–883.

Leibold, M. A., et al. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:467–494.

Litzow, M. A., and L. Ciannelli. 2007. Oscillating trophic control induces community reorganization in a marine system. *Ecology Letters 10:1124–1134.*

Pace, M. L., et al. 1999. Trophic cascades revealed in diverse systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15:483–488.

Paine, R. T. 1980. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49:667–685.

Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago.

Polis, G. A., and D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147:813–846.

Power, M. E., et al. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46:609–620.

Price, J. E., and P. J. Morin. 2004. Colonization history determines alternate community states in a food web of intraguild predators. *Ecology* 85:1017–1028.

Risser, P. G. 1995. The status of the science of examining ecotones. *BioScience* 45:318–325.

Schröder, A., L. Persson, and A. M. De Roos. 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: A review. *Oikos* 110:3–19.

Shurin, J. B., et al. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of

trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785–791.
Shurin, J. B., et al. 2007. Diversity–stability relationship varies with latitude in zooplankton. *Ecology Letters* 10:127–134.
Steiner, C. F., et al. 2006. Population and community resilience in multitrophic communities. *Ecology* 87(4):996–1007.
Stibor, H., et al. 2004. Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecology Letters* 7:321–328.
Suttle, K. B., M. A. Thomsen, and M. E. Power. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315:640–642.
Terborgh, J., et al. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923–1926.
Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23:41–78.
Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42:207–264.
Wilson, W. G., et al. 2003. Biodiversity and species interactions: Extending Lotka–Volterra community theory. *Ecology Letters* 6:944–952.
Wood, C. L., et al. 2007. Parasites alter community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:9335–9339.

CAPÍTULO 19

Sucessão Ecológica e Desenvolvimento da Comunidade

Em 27 de agosto de 1883, a ilha de Cracatoa, no Estreito de Sunda da atual Indonésia, explodiu após meses de atividade vulcânica. A maior parte da ilha foi jogada longe, e toda a vida foi apagada. Enormes *tsunamis* varreram as costas das vizinhas Sumatra e Java, matando dezenas de milhares de pessoas. Imensas quantidades de cinza encheram a atmosfera, reduzindo a luz solar e criando espetaculares pores do Sol avermelhados em todo o globo, enviando as temperaturas para os níveis mais baixos em anos.

Uma vez que os fantásticos efeitos da enorme catástrofe desvaneceram-se, os cientistas reconheceram o imenso valor de Cracatoa como um laboratório natural para estudar o desenvolvimento das comunidades biológicas numa terra nua e recentemente formada de cinza vulcânica. As expedições aos fragmentos remanescentes da ilha foram montadas, e os relatórios foram preenchidos com o aparecimento e o estabelecimento de plantas e animais ao longo do século seguinte. As fontes mais próximas de colonizadores para Cracatoa eram Sumatra e Java, a cerca de 40 quilômetros de distância.

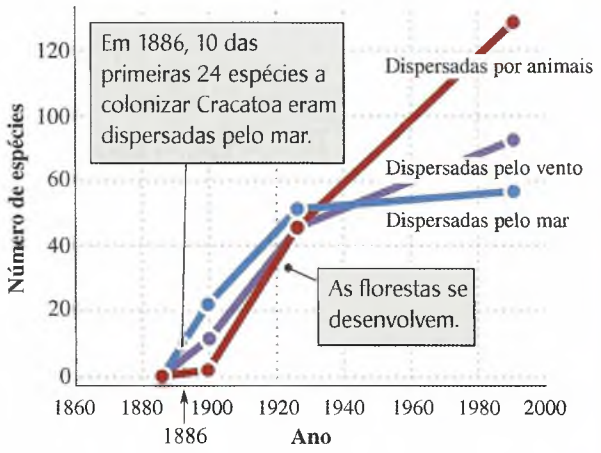


FIG. 19.1 As plantas dispersadas por forças físicas são as primeiras a chegar na sucessão primária. Este gráfico mostra o número de espécies de plantas dispersadas pelo mar, pelo vento e pelos animais presentes na ilha de Cracatoa de 1883 até 1990. Dados de R. J. Whittaker, http://www.geog.ox.ac.uk/research/biodiversity/projects/krakatau/.

Como se poderia esperar, diversas plantas dispersadas pelo mar nas costas tropicais por toda a região foram as primeiras espécies a aparecer na ilha, formando 10 das 24 espécies que tinham colonizado Cracatoa em 1886 (Fig. 19.1). Entre as pioneiras estavam as gramíneas e samambaias dispersadas pelo vento, cujas sementes e esporos poderiam voar através do oceano. Estas dominaram as primeiras comunidades vegetais a se desenvolverem para longe da praia de Cracatoa.

Por fim, as espécies de árvores dispersadas pelo vento chegaram. Em 1920, uma floresta fechada já tinha se desenvolvido na maior parte de Cracatoa, e algumas das espécies pioneiras já eram deslocadas para *habitats* marginais ou desapareceram da ilha. À medida que as florestas se desenvolveram, aves e morcegos foram atraídos para a ilha. Alguns destes eram espécies frugívoras que traziam sementes de árvores e arbustos dispersadas por animais como eles. De fato, a maioria dos recém-chegados da flora de Cracatoa após 1920 eram plantas dispersadas por animais, que hoje se sobrepõem às espécies dispersadas pelo mar e pelo vento.

A vegetação de Cracatoa continuará a mudar por muitos anos, à medida que mais plantas invadam a ilha e comunidades distintas de plantas se desenvolvam em diferentes *habitats*. Além disso, os fragmentos da ilha que agora constituem Cracatoa estão constantemente mudando em consequência das erupções vulcânicas que continuam, da erosão dos depósitos de cinzas e das tempestades que passam pela região. Cracatoa continuará a ser um importante laboratório de estudo para a dinâmica da mudança das comunidades.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O conceito de sere inclui todos os estágios da mudança sucessional
- A sucessão acontece à medida que os colonizadores alteram as condições ambientais
- A sucessão se torna autolimitadora quando se aproxima do clímax

As comunidades existem num estado de fluxo contínuo. Os organismos morrem e outros nascem para tomar seus lugares; a energia e os nutrientes passam através da comunidade. Contudo, a aparência e a composição da maioria das comunidades não muda apreciavelmente ao longo do tempo. Carvalhos substituem carvalhos e esquilos substituem esquilos, numa contínua autoperpetuação. Mas quando um *habitat* é **perturbado** — uma floresta desmatada, uma pradaria queimada, um recife de coral obliterado por um furacão, uma ilha coberta por cinza vulcânica — a comunidade lentamente se reconstrói. As espécies pioneiras adaptadas aos *habitats* perturbados são sucessivamente substituídas por outras espécies à medida que a comunidade atinge sua estrutura e composição originais (Fig. 19.2). Esta é a visão clássica da dinâmica da comunidade que dominou a ecologia através de grande parte do século 20.

A sequência de mudanças iniciadas pela perturbação é chamada de **sucessão**, e a associação de espécies atingida em última instância é chamada de uma **comunidade de clímax**. Estes termos descrevem os processos naturais que atraíram a atenção dos primeiros ecólogos, incluindo Frederic E. Clements. Em 1916, Clements tinha pontuado as características básicas da sucessão, sustentando suas conclusões com estudos detalhados da mudan-

FIG. 19.2 As espécies sucessivamente se substituem umas às outras no processo da sucessão. Os estágios da sucessão numa floresta de carvalho–carpino no sul da Polônia são mostrados desde (a) imediatamente após o desmatamento até (b) 7, (c) 15, (d) 30, (e) 95 e (f) 150 anos após. Fotografias de Z. Glowacinski, cortesia de O. Jarvinen. De Z. Glowacinski e O. Jarvinen, *Ornis Scand.* 6:33–40 (1975).

ça nas comunidades de plantas em diversos ambientes. Desde então, o estudo do desenvolvimento da comunidade cresceu para incluir estudos detalhados dos processos que subjazem à sucessão, das adaptações dos organismos às diferentes condições da sucessão inicial e tardia, das interações entre os colonizadores e das espécies que os substituem, das vias alternativas de sucessão dependendo das condições iniciais, e da contínua mudança na comunidade de clímax, ela própria.

O conceito de sere inclui todos os estágios da mudança sucessional

A criação de qualquer novo *habitat* — um campo arado, uma duna de areia na borda de um lago, as fezes de um elefante, um lago temporário criado por uma chuva pesada — atrai um conjunto de espécies particularmente adaptadas como bons pioneiros. Estas espécies colonizadoras mudam o ambiente do novo *habitat*. As plantas, por exemplo, sombreiam a superfície da terra, contribuem com detritos para o solo, alteram o conteúdo de umidade do solo e às vezes liberam químicos tóxicos no solo. Estas mudanças podem inibir as espécies colonizadoras que as causaram mas podem tornar o ambiente mais adequado para as espécies que se seguem. Desta forma, o caráter da comunidade muda com o tempo.

A oportunidade para observar a sucessão se apresenta convenientemente, ela própria, nos campos abandonados de agricultura de várias idades. No Piedmont na Carolina do Norte, campos abertos são rapidamente cobertos por diversas plantas anuais (Fig. 19.3). Em poucos anos, herbáceas perenes e arbustos substituem a maioria das anuais. Os arbustos são seguidos pelos pinheiros, que por fim ocupam a área das espécies sucessionais iniciais. As florestas de pinheiros são invadidas por sua vez e então substituídas por diversas espécies decíduas que constituem o último estágio da sequência sucessional. A mudança vem rápida no início. O capim-colchão rapidamente entra num campo abandonado, mal dando tempo para que o sulco do arado seja desfeito pelo tempo. A conizina-do-canadá e a artemísia dominam o campo no primeiro verão após o abandono, a áster no segundo e o capim-açu no terceiro. A velocidade da sucessão cai à medida que as plantas de crescimento mais lento aparecem: a transição para floresta de pinheiro requer 25 anos, e um outro século deve passar antes que a floresta decídua em desenvolvimento comece a se assemelhar com a vegetação de clímax natural da área.

A transição de campo abandonado para uma floresta madura é somente uma das várias sequências sucessionais que podem levar a comunidades de clímax semelhantes num dado bioma. Cada uma destas sequências sucessionais é chamada de **sere**. O curso do desenvolvimento da comunidade em cada sere depen-

FIG. 19.3 Campos abandonados sofrem uma série de mudanças sucessionais. Este campo abandonado no Piedmont da Carolina do Norte é um exemplo de comunidades que se desenvolvem após o abandono de uma terra cultivada. Aqui, os arbustos estão começando a substituir as plantas anuais e as herbáceas perenes. Fotografia de Stephen Collins/Photo Researchers.

de do seu começo. Por exemplo, as sequências de espécies que se desenvolvem em dunas de areia recentemente formadas na extremidade sul do Lago Michigan, em Indiana, diferem das sequências de espécies que se desenvolvem em campos abandonados umas poucas milhas dali. As dunas de areia são primeiro invadidas pelas gramíneas gavieiro e caule-azul. Os indivíduos dessas espécies crescem na borda de uma duna enviando seus rizomas sob a superfície da areia, do qual novos brotos surgem (Fig. 19.4). Estas gramíneas perenes estabilizam a superfície da duna e adicionam detritos orgânicos à areia. As herbáceas anuais seguem estas gramíneas para dentro das dunas, enriquecendo ainda mais e estabilizando o solo arenoso e gradualmente criando condições adequadas para o estabelecimento dos arbustos: a cereja-de-areia, o salgueiro-de-duna, a uva-ursina e o junípero. Esses arbustos são seguidos pelos pinheiros, mas os pinheiros não se ressemeiam bem após o seu estabelecimento inicial. Após uma ou duas gerações, os pinheiros dão lugar às florestas de faia, carvalho, bordo e cicuta, que são características de outros solos na região. Na mesma área, a sucessão começando num pântano também termina numa floresta faia–bordo à medida que as áreas alagadas se enchem com sedimentos e os detritos das plantas

FIG. 19.4 A sucessão primária em dunas de areia começa com a invasão de gramíneas perenes. Estas cenas são do Parque Estadual de Indiana Dunes, na costa sul do Lago Michigan. A gramínea arenária é a primeira invasora das dunas, espalhando-se a partir da borda por meio de rizomas subterrâneos (a). Uma vez que as dunas tenham sido ocupadas pela gramínea arenária (b) e nutrientes orgânicos comecem a se acumular, os arbustos podem começar a se estabelecer (c). Os arbustos são por fim substituídos pelas árvores (d). Fotografias de R. E. Ricklefs.

e progressivamente secam. Assim, embora os estágios iniciais da sere dependam do *habitat* onde ele começa, a influência das condições iniciais — sejam elas dunas de areia, pântanos ou campos abandonados — desvanece com o tempo, à medida que as seres convergem para comunidades semelhantes de clímax.

A sucessão primária

Começando com o trabalho clássico de Clements sobre a sucessão, publicado em 1916, os ecólogos têm classificado as seres em dois tipos de acordo com sua origem. A **sucessão primária** é o estabelecimento e o desenvolvimento de comunidades em *habitats* recentemente formados ou perturbados anteriormente e destituídos de vida — dunas de areia, fluxos de lava, rocha descoberta pela erosão ou deslizamentos ou expostas por geleiras retrocedendo. A sucessão primária é o processo que tem lugar em Cracatoa após toda a vida ter sido eliminada. A regeneração de uma comunidade após uma perturbação é chamada de **sucessão secundária**. A distinção entre os dois tipos de sere não é muito bem definida, contudo, porque as perturbações variam no grau pelo qual destroem o tecido de uma comunidade e seus sistemas de sustentação física. Um tornado que limpa uma grande área de floresta normalmente deixa nutrientes do solo intocados, sementes e raízes vivas, e assim a sucessão acontece rapidamente. Por outro lado, um incêndio intenso pode queimar através das camadas orgânicas do solo da floresta, destruindo os resultados de centenas ou milhares de anos do desenvolvimento da comunidade.

Um exemplo notável de sucessão primária é a conversão natural de pequenos lagos nos climas temperados do norte e boreais em terra seca. As geleiras que retrocedem deixam poças profundas chamadas de *kettle holes*, onde grandes blocos de gelo formaram depressões e então derreteram. Mesmo hoje, novos lagos são formados atrás de represas de castores. Estes lagos passam por um padrão característico de mudança conhecido como *sucessão de brejo*, que começa quando as plantas aquáticas enraizadas se estabelecem na borda de um lago (Fig. 19.5). Algumas espécies de ciperáceas formam mantas sobre a superfície da água se estendendo para além da costa. Eventualmente estas mantas cobrem completamente a água, produzindo uma camada mais ou menos firme de vegetação sobre a superfície da água — o assim chamado "brejo trêmulo".

Os detritos produzidos pela manta de ciperáceas se acumulam como camadas de sedimentos orgânicos no fundo do lago, onde a água parada contém pouco ou nenhum oxigênio para sustentar a decomposição microbiana. Por fim, estes sedimentos se transformam em turfa, usada pelos humanos como condicionador de solo e às vezes combustível para aquecimento (Fig. 19.6). À medida que o brejo acumula sedimentos e detritos, os musgos esfagno e arbustos, como o chá-do-labrador e o oxicoco, se estabelecem ao longo das bordas, eles próprios contribuindo com o desenvolvimento de um solo com qualidades progressivamente mais terrestres. Nas bordas do brejo, os arbustos podem ser seguidos pela *Abies mariana* e lariços, que por fim dão lugar à bétula, bordo e abeto, dependendo da localidade. Desta forma, o que começou como um *habitat* aquático é transformado através

FIG. 19.5 Alguns lagos sofrem sucessão de brejo. Neste brejo em formação atrás de uma represa de castores no Parque Provincial de Algonquin, Ontário, Canadá (a), a água no centro (b) é estagnada, pobre em minerais e pobre em oxigênio. Essas condições resultam na acumulação de detritos e levam a uma gradual sedimentação do brejo, que passa através dos estágios dominados por arbustos e, mais tarde, espruce-negro (c). Fotografias de R. E. Ricklefs.

FIG. 19.6 A sucessão de brejo preenche os *habitats* aquáticos com detritos orgânicos. Uma seção vertical de 1 metro através de um leito de turfa num brejo sedimentado em Quebec, Canadá, revela acumulações de detritos orgânicos das plantas que sucessivamente colonizaram o brejo à medida que ele foi sedimentado. Os leitos de turfa têm vários metros de espessura. Fotografia de R. E. Ricklefs.

de milhares de anos pela acumulação de detritos orgânicos até que o solo surge sob o lençol de água e um *habitat* terrestre emerge.

Sucessão secundária

A sucessão secundária rapidamente segue uma perturbação que deixa alguns organismos no lugar. Falhas no dossel de uma floresta tendem a se fechar à medida que indivíduos do entorno crescem em direção à luz da abertura. Uma pequena abertura, tal como a deixada por um tronco que cai, é rapidamente fechada pelo crescimento dos galhos das árvores circundantes. Uma grande abertura deixada por uma árvore inteira que cai pode proporcionar a plântulas no sub-bosque uma chance de atingir o dossel e assumir um lugar permanente ao sol. Uma grande área destruída pelo fogo pode ter que ser colonizada novamente por sementes sopradas ou carregadas das vizinhanças da floresta intacta.

Mesmo quando a ressemeação inicia uma sere secundária, o tipo de perturbação e o tamanho de abertura que ela cria influencia quais espécies se estabelecem primeiro. Algumas plantas exigem muita luz do Sol para germinar e se assentar, e suas plântulas são intolerantes à competição com outras espécies. Estas espécies normalmente têm um forte poder de dispersão; elas têm pequenas sementes que são facilmente sopradas e podem atingir os centros de grandes aberturas inacessíveis aos membros da comunidade de clímax.

ECÓLOGOS EM CAMPO

O tamanho da clareira influencia a sucessão em substratos duros marinhos. A influência do tamanho da área tratada e de seu isolamento sobre a sucessão tem sido investigada em *habitats* marinhos, onde a perturbação e a restauração ocorrem rapidamente. Vimos no Capítulo 18 como a limpeza experimental de uma área para imitar a raspagem pelo gelo deslocou a dominância da comunidade de algas de rocha para cracas ou algas do gênero *Fucus*. Num estudo semelhante de comunidade marinha desenvolvido ao largo da costa do sul da Austrália pelo ecólogo Michael Keough, da Universidade de Melbourne, investigou-se a colonização de fragmentos artificialmente limpos por vários invertebrados sésseis da inframaré que crescem em superfícies duras. Estes invertebrados têm capacidades diferentes de colonização e competição, que estão em geral inversamente relacionadas (Tabela 19.1). Keough criou fragmentos nus variando em tamanho de 25 a 2.500 cm^2 (5–50 cm de lado). Alguns eram áreas abertas dentro de áreas maiores de rocha ocupadas por invertebrados sésseis; outras eram superfícies duras artificiais, tais como cerâmica, colocadas na areia a alguma distância de qualquer fonte de colonizadores.

As clareiras circundadas por comunidades intactas eram rapidamente ocupadas por competidores altamente bem-sucedidos, como os tunicados e as esponjas. Neste caso, o tamanho da clareira tinha pouca influência sobre a sucessão, porque as distâncias das bordas aos centros das clareiras (menos do que 25 cm) eram facilmente ocupadas pelo crescimento. As muitas larvas de briozoários e poliquetas que tentaram colonizar estes fragmentos foram rapidamente sobrepujadas. Entre os fragmentos isolados, o tamanho da abertura tinha um efeito muito maior sobre o padrão da colonização. Os tunicados e as esponjas, que não se dispersam bem, tendem a não colonizar pequenas aberturas isoladas, dessa forma dando aos briozoários e poliquetas uma chance de colonizar uma área. Como as áreas maiores são alvos maiores, muitas eram colonizadas por pequenos números de tunicados e esponjas, que então se espalhavam rapidamente e eliminavam outras espécies que tinham colonizado junto com elas. Em consequência, os tunicados e as esponjas predominaram nas clareiras isoladas maiores, mas os briozoários e as poliquetas — que, uma vez assentados, podem impedir a colonização dos tunicados e larvas de esponjas — dominaram muitas das áreas menores.

Neste sistema, os briozoários e as poliquetas são espécies adaptadas à perturbação — o que os botânicos chamam de **ervas** ou ruderais. Elas colonizam fragmentos abertos rapidamente, amadurecem e produzem filhotes numa idade jovem, e então são normalmente eliminadas por colonizadores mais lentos porém competidores superiores. Estas espécies de ervas precisam de perturbações frequentes para permanecer no sistema.

O tamanho de uma clareira também influencia a atividade que os predadores e os herbívoros terão lá. Os consumidores podem afetar o curso da sucessão, assim como a estrutura trófica da comunidade. Alguns consumidores se alimentam em grandes áreas abertas, porque as grandes são fáceis de encontrar e contêm muitos recursos, reduzindo a necessidade de procurar novas áreas frequentemente. Outros consumidores, eles próprios vulneráveis à predação, precisam de um *habitat* intacto para se assentarem, de cujas bordas se aventuram para se alimentar (lembre-se, do Capítulo 16, que os coelhos se alimentavam de gramíneas somen-

TABELA 19.1 Atributos da história de vida dos grandes invertebrados marinhos sésseis em Edithburgh, sul da Austrália

Táxon	Forma de crescimento	Capacidade de colonização	Capacidade de competição	Capacidade de crescimento vegetativo
Tunicados	Colonial	Fraca	Muito boa	Muito extensa, até 1 m^2
Esponjas	Colonial	Muito fraca	Boa	Muito extensa, até 1 m^2
Briozoários	Colonial	Boa	Fraca	Fraca, até 50 cm^2
Poliquetas serpulídeas	Solitária	Muito boa	Muito fraca	Muito fraca, até 0,1 cm^2

Fonte: M. J. Keough, *Ecology* 65:423–437 (1984).

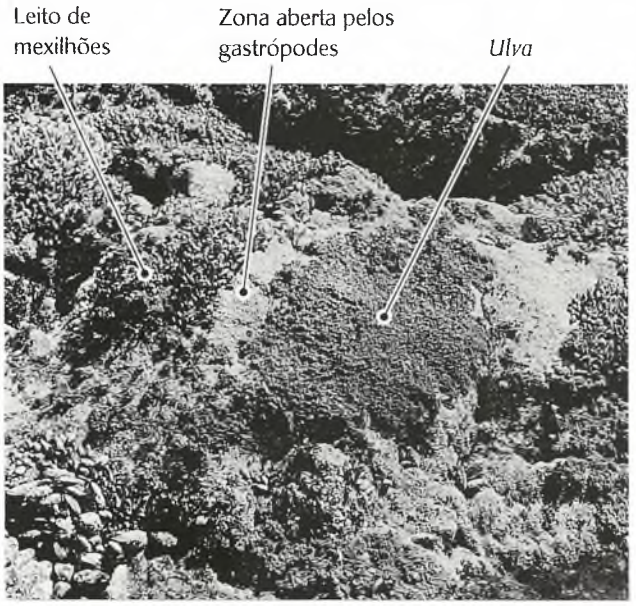


FIG. 19.7 Os consumidores podem afetar o curso de uma sucessão. Um fragmento aberto de forma natural num leito de mexilhões (*Mytilus californianus*) na costa central da Califórnia foi colonizado por um crescimento forte da alga-verde *Ulva*. Note a área distintamente pastada em torno do perímetro do fragmento. Ela foi criada por gastrópodes, que se alimentam somente em curtas distâncias de seus refúgios no leito de mexilhões. Cortesia de W. P. Sousa, de W. P. Sousa, *Ecology* 65:1918-1935 (1984).

te dentro da abrangência da cobertura dos arbustos). Estes consumidores provavelmente vão pastar pequenas aberturas e bordas de aberturas mais intensivamente do que os centros de grandes aberturas (Fig. 19.7).

A comunidade de clímax

Os ecólogos tradicionalmente viam uma sucessão como levando à última expressão do desenvolvimento da comunidade de clímax. Os estudos iniciais da sucessão demonstraram que muitas seres encontradas numa região, cada uma se desenvolvendo sobre um particular conjunto de condições ambientais locais, progridem em direção a estados de clímax semelhantes. Tais observações levaram Clements a seu conceito de comunidades maduras como unidades naturais — mesmo como sistemas fechados (veja Capítulo 18). Ele afirmou esta visão claramente em 1916:

> O estudo do desenvolvimento da vegetação necessariamente se baseia sobre a premissa de que a unidade ou a formação de clímax é uma entidade orgânica. Como o organismo, a formação surge, cresce, amadurece e morre. Sua resposta ao *habitat* é mostrada nos processos ou funções e nas estruturas que são o registro assim como o resultado destas funções. Além do mais, cada formação de clímax é capaz de autorreproduzir-se, repetindo com essencial fidelidade os estágios do seu desenvolvimento. A história de vida de uma formação é um processo complexo mas definido, comparável em suas principais características com a história de vida de uma planta individual (*Carnegie Inst. Wash. Publ.* 242:1–512).

Clements reconheceu 14 clímaxes na vegetação terrestre da América do Norte: dois tipos de campo (pradaria e tundra), três tipos de arbusto (sálvia, vegetação arbustiva de deserto, chaparral) e nove tipos de florestas, indo desde o bosque de pinheiro–junípero até a floresta de faia–carvalho. Ele acreditava que o clima sozinho determinava a natureza do clímax local e que os diferentes estados climáxicos eram discretos, reconhecíveis e separados um do outro. As aberrações na composição da comunidade causada pelos solos, topografia, fogo ou animais (especialmente pastadores) representavam estágios interrompidos na transição em direção ao clímax local — comunidades imaturas.

Nos últimos anos, o conceito de clímax como sistema fechado tem, naturalmente, sido grandemente modificado — até o ponto de total rejeição pela maioria dos ecólogos. As comunidades são mais comumente vistas como sistemas abertos, cuja composição varia continuamente através dos gradientes ambientais. Além disso, vários fatores podem resultar em comunidades de "clímax" alternativas. Esses fatores incluem a intensidade da perturbação e o tamanho da área que ela produz, assim como as condições físicas durante o início da sucessão. Enquanto em 1930 os ecólogos vegetais descreviam a vegetação de clímax da maior parte do Wisconsin, por exemplo, como uma floresta de bordo de açúcar–tília, em 1950 os ecólogos colocaram este tipo de floresta como um *continuum* aberto das comunidades de clímax. Ao sul, a faia aumentou em importância; ao norte a bétula, o abeto e a cicuta foram adicionadas à comunidade de clímax; em regiões mais secas bordejando as pradarias a oeste, os carvalhos se tornaram proeminentes. Logicamente, o álamo-tremedor, o carvalho-negro e a nogueira-americana, há muito reconhecidos como espécies sucessionais em solos úmidos e bem drenados, vieram a ser aceitos como espécies de clímax em lugares altos e mais secos.

As comunidades de floresta madura no sudoeste de Wisconsin, representando os pontos finais das seres locais, variam desde florestas em lugares secos dominados por carvalho e álamo,

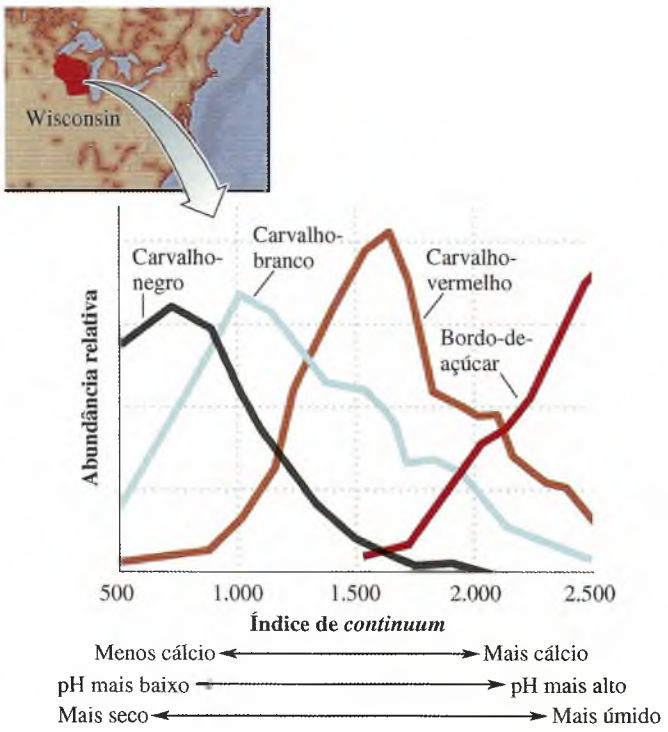


FIG. 19.8 As comunidades de clímax representam um *continuum* de tipos vegetacionais. Este índice de *continuum* de comunidade de floresta do sudoeste do Wisconsin foi construído das abundâncias relativas das diversas espécies de árvores. A umidade do solo, o cálcio intercambiado e o pH aumentam para direita. Segundo J. T. Curtis e R. P. McIntosh, *Ecology* 32:476–496 (1951).

até florestas em lugares úmidos dominados por bordo-de-açúcar, pau-ferro e tília. Estas comunidades foram ordenadas por J. T. Curtis e R. P. McIntosh ao longo de um **índice de *continuum***, que é a escala de um gradiente ambiental baseado nas mudanças das características físicas ou na composição da comunidade ao longo do gradiente. Eles calcularam o índice de *continuum* para as florestas de Wisconsin como as abundâncias relativas em cada tipo de floresta para diversas espécies, cuja presença indicava diferentes áreas de condições ambientais. Os valores para o índice variaram entre os extremos arbitrários de 300, para um bosque puro de carvalho-de-carrapicho, a 3.000, para um bosque puro de bordo-de-açúcar. Embora os estágios nas seres levando à comunidade de clímax de bordo-de-açúcar tenham valores intermediários, os valores baixos e intermediários podem também representar comunidades de clímax locais determinadas pela topografia ou pelas condições de solo. Assim, a chamada vegetação de clímax, do sudoeste do Wisconsin, de fato representa um *continuum* de tipos de floresta (e, em algumas áreas, pradaria) (Fig. 19.8).

A sucessão acontece à medida que os colonizadores alteram as condições ambientais

Dois fatores determinam a presença de uma espécie numa sere: quão prontamente ela invade um *habitat* perturbado ou recém-formado e sua resposta às mudanças que ocorrem no ambiente ao longo da sucessão. Os organismos que se dispersam e crescem rapidamente têm uma vantagem inicial sobre as espécies que se dispersam lentamente, e dominam os estágios iniciais de uma sere. Outras espécies se dispersam lentamente, ou crescem lentamente uma vez estabelecidas, e portanto se estabelecem mais tarde na sere. As espécies sucessionais pioneiras às vezes modificam os ambientes, de modo a possibilitar que as espécies dos estágios tardios se estabeleçam. O crescimento de ervas num campo aberto, por exemplo, sombreia a superfície do solo e o ajuda a reter umidade, proporcionando condições mais adequadas à colonização de plantas menos tolerantes à seca. Inversamente, algumas espécies colonizadoras podem inibir a entrada de outras numa sere, seja competindo mais eficientemente por recursos limitados ou interferência direta.

Os ecólogos Joseph Connell e R. O. Slatyer classificaram este conjunto diverso de processos que governam o curso da sucessão em três categorias: facilitação, inibição e tolerância. Estas categorias descrevem o efeito de uma espécie sobre a probabilidade de uma segunda se estabelecer, e se o efeito é positivo, negativo ou neutro.

Clements viu a sucessão como uma sequência do desenvolvimento na qual cada estágio pavimenta a estrada para o próximo, assim como uma estrutura se segue à outra à medida que um organismo se desenvolve ou uma casa é construída. O processo pelo qual uma espécie aumenta a probabilidade de uma segunda se estabelecer é chamado de **facilitação**. As plantas colonizadoras capacitam as espécies dos estágios tardios a invadir, assim como os moldes de madeira são essenciais para se colocar o concreto de uma parede, mas não têm lugar após o fim da construção. Por exemplo, a árvore alno (*Alnus*), que abriga bactérias fixadoras de nitrogênio em suas raízes, proporciona nitrogênio aos solos em desenvolvimento em margens de areia, nos rios e em áreas expostas pela retração das geleiras (Fig. 19.9). Assim, o alno facilita o estabelecimento de plantas limitadas por nitrogênio, tais como o espruce, que por fim substitui os bosques de alno.

Os solos não se desenvolvem em sistemas marinhos, mas a facilitação ocorre lá quando uma espécie intensifica a qualidade de um local para a colonização de uma outra. Trabalhando com painéis experimentais colocados na zona inframaré na baía de Delaware, T. A. Dean e L. E. Hurd descobriram que, embora algumas espécies de invertebrados sésseis inibissem a colonização de outras, os hidroides facilitavam a dos tunicados, e tanto hidroides como tunicados facilitavam a colonização dos mexilhões. No sul da Califórnia, algas de crescimento rápido e recentemente chegadas proporcionam uma proteção densa para o reestabelecimento das *kelps* após uma perturbação por tempestades internas. Em áreas artificialmente mantidas sem estas algas sucessionais, os peixes pastadores rapidamente removeram as *kelps* existentes.

A **inibição** de uma espécie pela presença de outra é um fenômeno comum, como vimos no contexto da competição (Capítulo 16) e da predação (Capítulo 15). Os indivíduos de uma espécie podem inibir os de outra comendo-os, reduzindo seus recursos abaixo do nível de subsistência, ou atacando-os com químicos nocivos ou comportamentos antagonistas. No contexto da sucessão, a inibição nos estágios iniciais de uma sere pode impedir o movimento em direção ao clímax. Naturalmente, as espécies de clímax, por definição, inibem as pioneiras e transicionais de uma série. Como a inibição está tão intimamente relacionada com a substituição das espécies, ela forma uma parte integral da sucessão ordenada desde os estágios iniciais de uma sere até o clímax.

A inibição pode criar uma situação interessante — chamada de **efeito de prioridade** — quando os resultados de uma interação entre duas espécies depende de qual se estabelece primeiro. Os colonizadores são normalmente sementes ou larvas que se encontram em estágios vulneráveis da história de vida. Assim, às vezes acontece que nenhum par de espécies pode se estabelecer na presença de adultos competitivamente superiores de uma outra. Neste caso, o curso da sucessão depende da precedência. A precedência, por sua vez, pode ser estritamente randômica, dependendo de qual espécie atinge um novo *habitat* ou sítio perturbado primeiro, ou pode depender de certas propriedades de um sítio perturbado — seu tamanho, localização, estação, e assim por diante. Vimos um caso desses nos *habitats* de inframaré do sul da Austrália, onde os briozoários, quando se estabelecem primeiro, impedem a colonização de tunicados e esponjas. Por seus poderes mais fortes de dispersão, os briozoários têm mais chance de colonizar áreas pequenas e isoladas do que qualquer outro lugar.

A colonização numa sere de uma espécie que mostra **tolerância** não é influenciada por suas interações com outras espécies, mas depende somente da sua capacidade de dispersão e tolerância às condições físicas do ambiente. Uma vez estabelecidas, estas espécies são então sujeitas a interações com outras, e daí em diante a capacidade competitiva e a duração de vida determinam sua posição e dominância dentro da sere. Os competidores pobres, que têm ciclos de vida curtos mas normalmente toleram condições estressantes, se estabelecem rapidamente e dominam os estágios iniciais da sucessão, somente para serem substituídos por competidores melhores depois.

FIG. 19.9 *Alnus* facilita a sucessão adicionando nitrogênio aos solos. Uma árvore de alno e seus cones (*inserção*). Foto principal por K. Ward/Bruce Coleman; foto de inserção por Gilbert S. Grant/Photo Researchers.

ECÓLOGOS EM CAMPO

As histórias de vida das plantas influenciam a sucessão de campos abandonados. A tolerância e a inibição interagem com as características da história de vida para moldar detalhes da sequência de espécies durante a sucessão. Durante as décadas de 1940 e 1950, os ecólogos vegetais Henry J. Oosting e Catherine Keever, da Universidade Duke, observaram como estes fatores se combinam para influenciar os estágios iniciais da sucessão de plantas de campos abandonados na região de Piedmont da Carolina do Norte (veja a Fig. 19.3). Os primeiros 3 a 4 anos da sucessão de campo abandonado são dominados por um pequeno número de espécies que se substituem umas às outras em rápida sequência: capim-colchão, conizina-do-canadá, artemísia, áster e capim-açu. Todas essas espécies podem tolerar as condições estressantes de terras cultivadas e desmatadas; contudo, o ciclo de vida de cada espécie determina parcialmente seu lugar na sequência sucessional (Fig. 19.10).

O capim-colchão, uma anual de crescimento rápido, é normalmente a planta mais abundante num campo aberto durante o ano no qual o campo é abandonado.[1] A conizina-do-canadá é uma anual de inverno cujas sementes germinam no outono. Através do

[1]N.R.T.: Naturalmente o autor se refere aos EUA.

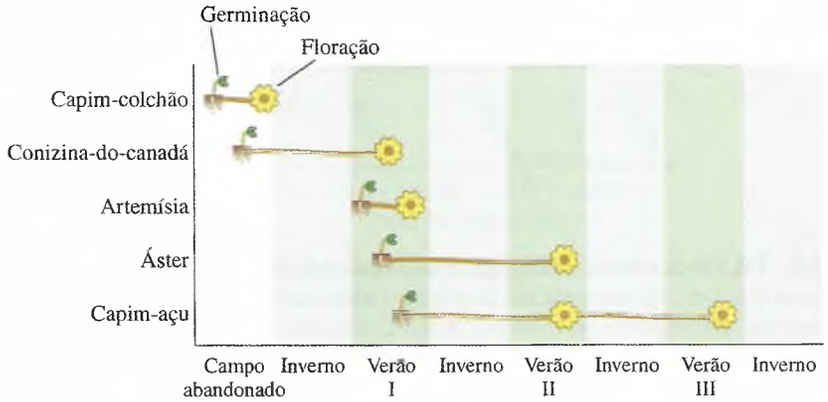


FIG. 19.10 As histórias de vida das plantas influenciam seu lugar nas sequências sucessionais. Um resumo esquemático da história de vida de cinco plantas sucessionais pioneiras, que colonizam campos abandonados na Carolina do Norte, mostra seus lugares na sequência sucessional.

inverno, a planta existe como uma pequena roseta de folhas; ela floresce em meados do verão seguinte. Como a conizina-do-canadá se dispersa e se desenvolve rapidamente, ela normalmente domina os campos no primeiro ano. Mas como suas plântulas precisam de luz solar plena, ela é rapidamente substituída por espécies tolerantes à sombra. Assim, a sucessão inicial é dominada pela tolerância — as espécies colonizadoras se dispersam prontamente e podem lidar com as condições duras de um solo recentemente exposto — mas que rapidamente muda para inibição.

As raízes da conizina-do-canadá que apodrecem bloqueiam o crescimento de suas próprias plântulas, e assim a espécie é autolimitante na sere. Tais inibidores de crescimento presumivelmente são subprodutos de outras adaptações que aumentam o ajustamento da conizina durante o primeiro ano da sucessão. A despeito de como ela surge, contudo, a autoinibição é comum em estágios iniciais de sucessão.

A artemísia é uma anual de verão; suas sementes germinam inicialmente na primavera, e a planta floresce pelo fim do verão. Em campos que são arados no fim do outono, a artemísia, e não a conizina, domina o primeiro verão da sucessão. A áster e o capim-açu são bianuais que germinam na primavera e início do verão, existem por todo o inverno como pequenas plantas e florescem pela primeira vez no seu segundo outono. O capim-açu persiste e floresce durante o outono seguinte também, quando sobrepuja a áster e outras colonizadoras iniciais e domina a sere até a chegada dos arbustos e das árvores.

Facilitação, inibição e espécies invasoras

A colonização e a distribuição de espécies invasoras não nativas são governadas por muitos dos mesmos mecanismos que operam durante a sucessão. De fato, as espécies invasoras normalmente dominam as comunidades de plantas durante a sucessão inicial. Embora os fatores que possam contribuir para o sucesso das plantas invasoras sejam muitos, seu sucesso normalmente depende de suas interações com os fungos e outros organismos do solo que podem facilitar ou inibir sua colonização.

Alguns fungos são simbióticos mutualistas com as raízes das plantas, conhecidos como *micorriza*, que as ajudam a extrair nutrientes minerais do solo; em troca, as plantas proporcionam aos fungos energia dos carboidratos (associações micorrizais serão descritas em muito mais detalhes no Capítulo 24). Os mesmos fungos micorrizais que influenciam algumas plantas são, contudo, parasitas ou patogênicos quando associados a outras plantas. John Klironomos criou um grande experimento na Universidade de Guelph, em Ontário, para determinar como dez espécies diferentes de fungos micorrizais influenciam o crescimento de dez espécies de plantas em campos abandonados.

Klironomos obteve amostras de cada espécie de duas áreas diferentes, uma em Ontário ("casa") e outra em Quebec ("fora"), tal que ele pudesse testar o papel da adaptação local na interação das espécies. Klironomos descobriu que ou os fungos inibiam ou facilitavam o crescimento da planta e portanto, dependendo da combinação específica de espécies de plantas e de fungos testados, que estes resultados não eram consistentes entre combinações "casa–casa" e combinações "casa–fora" das mesmas duas espécies (Fig. 19.11). Assim, as interações entre as plantas e os fungos parecem depender fortemente da adaptação evolutiva local. Além disso, tanto os efeitos de facilitação quanto inibição eram combinações mais fortes em "casa–fora", realçando a importância destas respostas evolutivas para o ajustamento

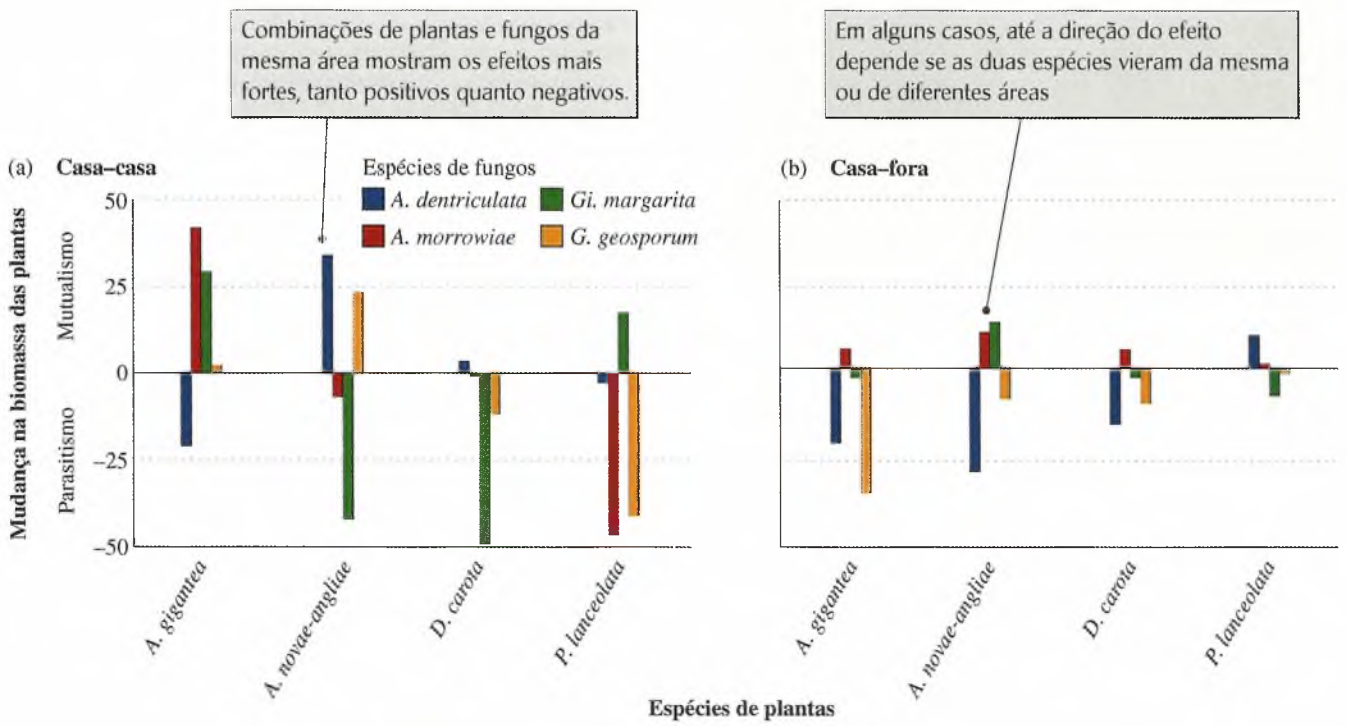


FIG. 19.11 Os efeitos dos fungos micorrizais sobre o crescimento das plantas depende das adaptações locais. Os resultados são mostrados para quatro espécies de plantas infectadas com amostras de quatro espécies de fungos tiradas de sua própria área (a, "de casa") ou de uma área diferente (b, "de fora"). As barras mostram a mudança na biomassa das plantas em relação àquela das plantas de controle cultivadas sem os fungos. Os efeitos dos fungos são altamente idiossincráticos e variam de parasíticos (influência negativa) até mutualistas (positiva). Segundo J. Klironomos, *Ecology* 84:2292–2301 (2003).

fino das interações locais entre as espécies, sejam elas mutualistas ou antagonistas.

Os experimentos de Klironomos com plantas e fungos sugerem que as espécies introduzidas poderiam escapar de alguns dos efeitos mais fortemente inibidores de organismos do solo, mas poderiam também falhar em se beneficiar de outros organismos do solo que teriam facilitado suas abrangências nativas. Muitos ecólogos que estudam espécies invasoras acreditam que algumas plantas e animais tornaram-se invasores porque escaparam de seus predadores e patógenos nativos. Estes casos incluem o cacto-pera-espinhosa e o coelho-europeu da Austrália, os quais têm sido controlados sucessivamente através da introdução de antagonistas de suas abrangências nativas (veja os Capítulos 14 e 17).

Plantar sementes de plantas invasoras em solos obtidos de áreas nativas e não nativas demonstra o papel dos organismos dos solos no sucesso de algumas dessas plantas. Por exemplo, as árvores da cerejeira-negra (*Prunus serotina*) são autoinibidoras em sua abrangência nativa na América do Norte, mas não em áreas da Europa, onde se tornaram invasoras. Na abrangência nativa, as cerejeiras próximas às árvores genitoras raramente sobrevivem, enquanto na Europa crescem prontamente próximas à genitora. Esterilizar os solos tem demonstrado que os patógenos de solo são responsáveis por sua autoinibição. Experimentos similares com duas espécies de bordo, uma nativa da América do Norte e outra da Europa, mostraram que ambas as espécies eram igualmente inibidas quando as plantas eram cultivadas em solos obtidos debaixo da mesma espécie na sua abrangência nativa. Contudo, o solo de regiões não nativas obtidas debaixo da espécie da árvore *aumentou* o crescimento de plântulas de ambas as espécies de bordo. Estes resultados sugerem que os organismos do solo associados com espécies nativas dominantes facilitam o assentamento de bordos não nativos. Nos solos nativos, as interações de facilitação deste tipo são aparentemente sobrepujadas pela influência inibidora dos inimigos naturais do solo.

As diferentes adaptações das espécies sucessionais iniciais tardias

A sucessão em *habitats* terrestres normalmente inibe uma progressão regular das formas de plantas. Os colonizadores iniciais e habitantes tardios tendem a ter diferentes estratégias de crescimento e reprodução. As espécies iniciais capitalizam sobre sua capacidade de dispersão para colonizar *habitats* recentemente criados ou perturbados de forma rápida. As espécies de clímax se dispersam e crescem mais lentamente, mas sua tolerância à sombra quando plântulas e seu tamanho maior quando plantas adultas as colocam num nível competitivo maior sobre as espécies que chegam inicialmente à sere. As espécies iniciais são tipicamente adaptadas a colonizar *habitats* não explorados e a tolerar as condições normalmente estressantes destes *habitats*. As plantas de comunidades de clímax são tipicamente adaptadas para crescer e prosperar em ambientes criados pelas que chegaram antes. A progressão das espécies é, portanto, acompanhada de uma troca no equilíbrio entre as adaptações que promovem a dispersão, o rápido crescimento e a reprodução, e as adaptações iniciais que intensificam a capacidade competitiva (Tabela 19.2).

A maioria das espécies iniciais produzem muitas sementes pequenas que são normalmente dispersadas pelo vento (dentes-de-leão e asclépias são exemplos). Suas sementes podem permanecer dormentes nos solos da floresta e *habitats* de arbustos por anos, cujos repositórios são chamados de **bancos de sementes**, até que um incêndio ou a queda de uma árvore crie as condições de clareira exigidas para sua germinação e crescimento. Por outro lado, as sementes da maioria das espécies de clímax são relativamente grandes, proporcionando às suas plântulas muitos nutrientes para iniciar num ambiente limitado de luz no solo da floresta (Fig. 19.12). As plântulas de espécies que sobrevivem bem à sombra tendem a crescer fracamente sob sol forte. As espécies de clímax alocam uma grande parte de sua produção para os tecidos das raízes e caules, de modo a sustentar o crescimento até um porte adulto e assegurar sua capacidade competitiva; assim, elas crescem lentamente em comparação com as pioneiras, que devem produzir sementes rápida e abundantemente. As plantas equilibram a tolerância à sombra e sua taxa de crescimento uma com a outra; cada espécie adota um compro-

TABELA 19.2 Características gerais de plantas sucessionais iniciais e tardias

Característica	Inicial	Tardia
Número de sementes	Muitas	Poucas
Tamanho da semente	Pequena	Grande
Dispersão	Vento, presa a animais	Gravidade, comida por animais
Viabilidade de semente	Longa, latente no solo	Curta
Razão raiz-broto	Baixa	Alta
Velocidade de crescimento	Alta	Baixa
Tamanho na maturidade	Pequena	Grande
Tolerância à sombra	Baixa	Alta

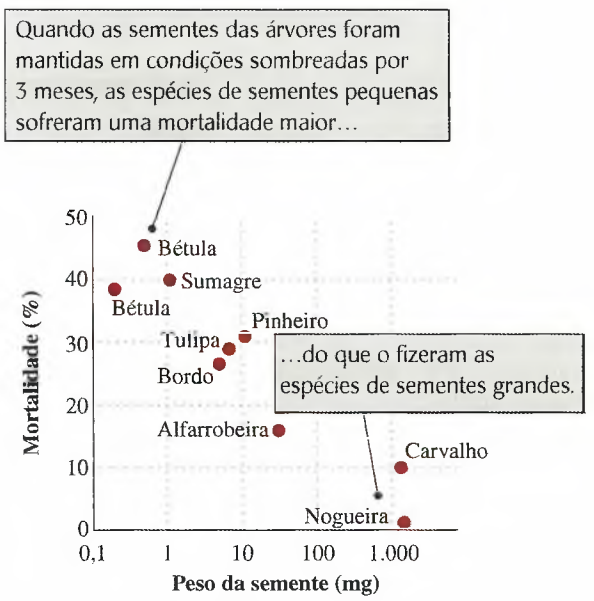


FIG. 19.12 A sobrevivência das plântulas na sombra está diretamente relacionada com o peso da semente. Este gráfico mostra a relação entre o peso da semente e a mortalidade das plântulas após 3 meses sob condições sombreadas. Segundo J. P. Grime e D. W. Jeffrey. *J. Ecol.* 53:621–642 (1965).

misso entre aquelas adaptações para melhor ajustar os seus indivíduos à sobrevivência e à reprodução num ponto particular de uma sere.

A sucessão se torna autolimitadora quando se aproxima do clímax

A sucessão continua até que a adição de novas espécies à sere e a exclusão de espécies estabelecidas não muda mais o ambiente da comunidade em desenvolvimento. A progressão de formas de crescimento pequenas para grandes modifica as condições de luz, temperatura, umidade e nutrientes do solo. As condições mudam mais lentamente, contudo, após a vegetação atingir o crescimento máximo que o ambiente pode sustentar. As dimensões finais da biomassa de uma comunidade de clímax são limitadas pelo clima, independentemente do caminho até ele.

Uma vez que uma vegetação de florestas se estabelece, novas espécies de árvore mudam os padrões da intensidade de luz e umidade do solo menos dramaticamente. Na verdade, a composição de espécies de uma comunidade pode mudar até mesmo após uma estrutura de vegetação semelhante àquela do clímax ser atingida. Por exemplo, a faia e o bordo substituem o carvalho e a nogueira nas florestas decíduas do norte, porque suas plântulas são competidores melhores à sombra do chão da floresta (Fig. 19.13). As plântulas de faia e bordo se desenvolvem também sob seus genitores, como o fazem sob as árvores de carvalho e nogueira que substituem, possivelmente porque estas espécies carecem da autoinibição pelos patógenos do solo ou toleram melhor a pastagem por densas populações de cervos.

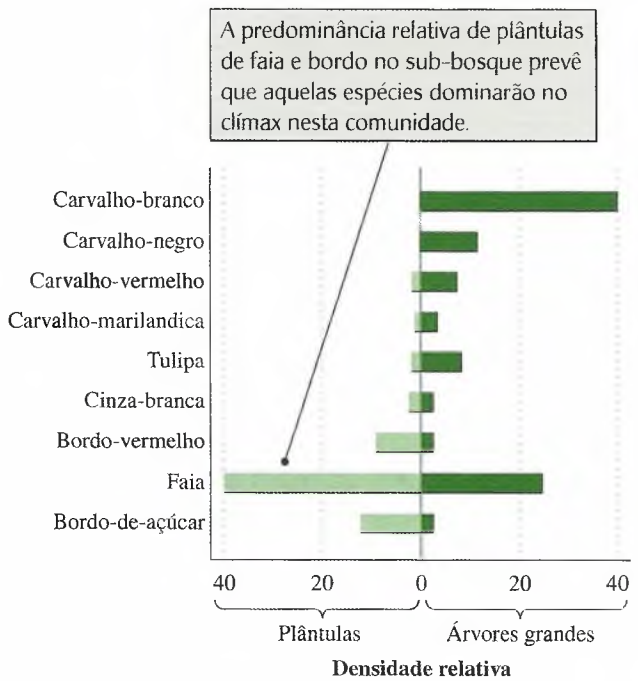


FIG. 19.13 A substituição de espécies pode continuar mesmo após uma estrutura vegetacional semelhante à da comunidade de clímax ser atingida. A composição de espécies de uma floresta não perturbada por 67 anos, próximo a Washington D.C., prevê uma mudança sucessional gradual após o atual estágio de carvalho–faia. Segundo R. L. Dix, *Ecology* 38:663–665 (1957).

O tempo exigido para a sucessão acontecer de um *habitat* recém-perturbado até uma comunidade de clímax varia com a natureza do clímax e com a qualidade inicial do *habitat*. Uma floresta de clímax madura carvalho–nogueira se desenvolverá em 150 anos sobre um campo abandonado na Carolina do Norte. Os estágios de clímax dos campos no oeste da América do Norte são atingidos em 20 a 40 anos de sucessão secundária. Nos trópicos úmidos, as comunidades de floresta resgatam a maior parte dos seus elementos de clímax em 100 anos após um desmatamento, desde que o solo não seja explorado por agricultura ou exposição prolongada ao sol e à chuva. Contudo, muito mais séculos deverão se passar antes que uma floresta tropical atinja uma estrutura e composição de espécies completamente madura. A sucessão primária normalmente acontece mais lentamente. Por exemplo, métodos de datação de radiocarbono sugerem que a floresta de clímax faia–bordo requer até 1.000 anos para se desenvolver sobre as dunas de areia do Lago Michigan.

Não se deve esquecer, contudo, que o clímax é um conceito elusivo. As comunidades biológicas também mudam em resposta às mudanças climáticas de longo prazo, tornando o clímax um alvo em movimento, na melhor das hipóteses. A realidade prática na maior parte da Terra é que as atividades humanas impedem que a maioria das comunidades atinja qualquer estado estacionário possível. Na América do Norte, o uso da terra tem mudado continuamente desde a ocupação inicial do continente pelos humanos. A caça, o fogo e o uso da madeira têm tido efeitos duradouros sobre as comunidades. As comunidades são continuamente transformadas pelo desaparecimento de consumidores-chave, como o lobo e o pombo-passageiro (um predador de sementes), e de espécies inteiras de árvores e florestas, incluindo a nogueira-americana e agora a cicuta-do-leste, assim como pela mudança do clima e introdução de espécies invasoras. Embora as comunidades tendam a evoluir em direção ao equilíbrio, seu estado mais comum é o de uma resposta dinâmica às condições em mutação.

As comunidades de clímax sob extremas condições ambientais

Muitos fatores determinam a composição de uma comunidade de clímax, entre eles os nutrientes do solo, a umidade, a declividade e a exposição. Como vimos, o fogo é um aspecto importante de muitas comunidades de clímax, favorecendo as espécies resistentes ao fogo e excluindo aquelas que de outra forma dominariam. As vastas florestas de pinheiros do sul, ao longo da costa do Golfo e sul da costa atlântica dos Estados Unidos, são mantidas por incêndios periódicos. Os pinheiros tornaram-se adaptados a resistir ao calor que destrói os carvalhos e outras espécies de folhas largas (Fig. 19.14). Algumas espécies de pinheiros nem mesmo descartam suas sementes, a menos que sejam disparadas pelo calor de um incêndio que passa através do subbosque abaixo. Após o incêndio, as plântulas de pinheiros crescem rapidamente na ausência de competição de outras espécies do sub-bosque.

Qualquer *habitat* que fica ocasionalmente seco o bastante para criar um perigo de incêndio, mas é normalmente úmido o bastante para produzir e acumular uma grossa camada de detritos vegetais, será provavelmente influenciado pelo fogo. A vegetação de chaparral em *habitats* sazonalmente secos na Califórnia é um clímax mantido pelo fogo, que se torna um bosque de carvalho em muitas áreas quando o fogo é impedido. A floresta–pradaria no meio oeste dos Estados Unidos separa as comunidades de "clímax climático" e "clímax de fogo" — estes

FIG. 19.14 Muitas espécies de plantas estão adaptadas a incêndios frequentes. (a) Um bosque de pinheiros de folhas longas na Carolina do Norte logo após o incêndio. Embora as plântulas possam estar fortemente queimadas (b), o broto em crescimento está protegido pelas acículas longas e densas (c, mostrado aqui num indivíduo não queimado) e frequentemente sobrevive. Além disso, as plântulas de crescimento lento têm raízes extensas, que armazenam nutrientes para sustentar seu crescimento após o fogo. Fotografia (a) de R. E. Ricklefs; fotografia (b) de Jeffrey LePore/Photo Researchers; fotografia (c) de David Sieren/Visuals Unlimited.

termos se referem aos fatores físicos dominantes que determinam suas composições de espécies. Lembre-se de que um incêndio frequente mata os brotos das árvores decíduas, mas as gramíneas de pradarias perenes brotam de suas raízes após um incêndio (veja Fig. 7.14). Como vimos no Capítulo 18, a fronteira floresta–pradaria ocasionalmente se move para trás e para a frente através do terreno, dependendo da intensidade da seca recente e da extensão dos últimos incêndios.

A pressão de pastagem pode também modificar uma comunidade de clímax. Os campos podem se tornar arbustos através de intensa pastagem. Os herbívoros podem matar ou severamente danificar gramíneas perenes e possibilitar aos arbustos e cactos, que são impalatáveis, invadir. A maioria dos herbívoros pastam seletivamente, suprimindo espécies favorecidas de plantas e sustentando os competidores menos atraentes como alimentos. Nas savanas africanas, uma sucessão regular de espécies de ungulados pastadores abre caminho através de uma área, cada um se alimentando de diferentes tipos de forragem. Quando os gnus, os primeiros na sucessão, foram experimentalmente excluídos de algumas áreas, a onda subsequente das gazelas Thomson preferiu se alimentar em outras áreas, que *tinham* sido previamente pastadas pelos gnus ou outros grandes herbívoros (Fig. 19.15). Aparentemente, uma pastagem forte pelos gnus estimula o crescimento das plantas que as gazelas preferem e reduz a cobertura dentro da qual os predadores dos menores ungulados poderiam se esconder. No oeste da América do Norte, a pastagem pelo gado permite a invasão do capim-cervadilha (*Bromus tectorum*), que promove incêndios e pode levar a associação a um estado estacionário alternativo — isto é, uma comunidade de clímax diferente em uma paisagem antropicamente alterada.

Clímaxes transientes e cíclicos

Normalmente vemos a sucessão como uma série de mudanças levando a um estado climáxico, cujo caráter é determinado pelo ambiente local. Uma vez estabelecida, uma floresta faia–bordo se autoperpetua, e sua aparência geral muda pouco a despeito da constante substituição de indivíduos na comunidade. Contudo, nem todos os clímaxes são persistentes. Casos simples de **clímaxes transientes** incluem as comunidades em poças sazonais — pequenos corpos de água que secam no verão ou se congelam no inverno. Estas mudanças sazonais extremas normalmente destroem as comunidades que se estabelecem nos pequenos lagos a cada ano. Em cada primavera as poças são realimentadas a partir de corpos de água maiores e permanentes, ou de estágios de repouso deixados por plantas, animais e micro-organismos antes que o *habitat* desaparecesse no ano anterior, iniciando uma nova sucessão.

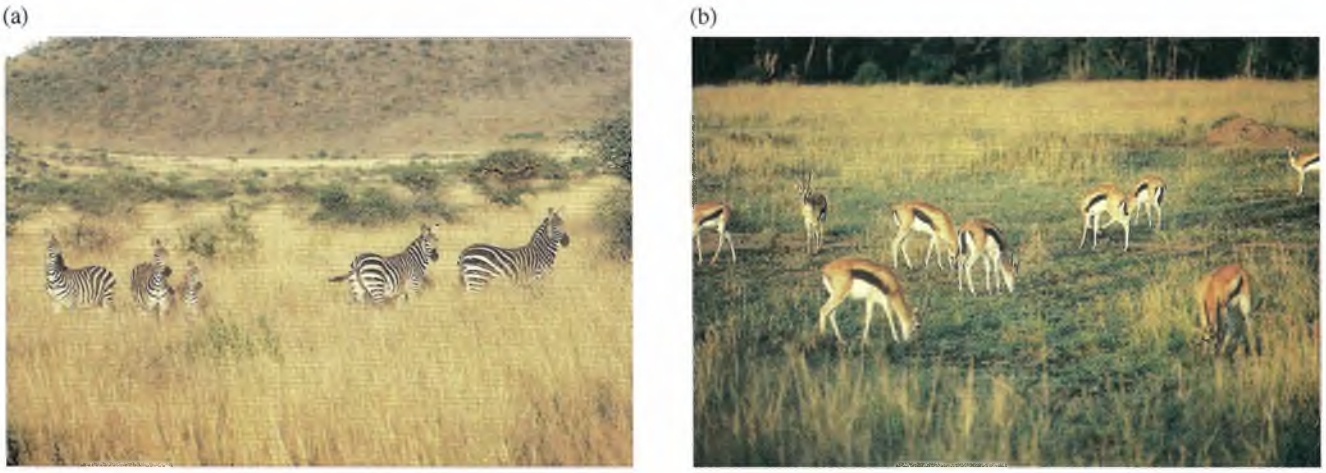


FIG. 19.15 Alguns pastadores preferem se alimentar em áreas previamente pastadas por outros. As zebras (a) e as gazelas Thomson (b) se alimentam no ecossistema do Serengueti no leste da África, mas comem plantas diferentes. As gazelas preferem se alimentar em áreas previamente pastadas pelos gnus e outros grandes herbívoros. Fotografias de R. E. Ricklefs.

A sucessão ocorre sempre que uma nova oportunidade ambiental surge. Os excretas e os organismos mortos, por exemplo, proporcionam recursos para diversos carniceiros e detritívoros. Nas savanas africanas, as carcaças de grandes mamíferos são devoradas por uma sucessão de carniceiros (Fig. 19.16). Os primeiros são espécies grandes e agressivas que se banqueteiam nas grandes massas de carne. Estes são seguidos por espécies menores que pegam pequenos pedaços de carne dos ossos, e finalmente por uma espécie de carniceiro que quebra os ossos para se alimentar do tutano. Os mamíferos carniceiros, vermes e micro-organismos entram na sequência em pontos diferentes e asseguram que nada comestível reste. Esta sucessão não tem clímax porque todos os carniceiros se dispersam quando o banquete termina. Contudo, os carniceiros formam parte de um clímax maior: a comunidade de toda a savana.

Nas comunidades simples, as características específicas da história de vida de umas poucas espécies dominantes podem criar um **clímax cíclico**. Suponha, por exemplo, que as plantas da espécie A podem germinar somente sob espécies B, a B somente sob a C e a C somente sob a A. Estas relações criam um ciclo regular de dominância de espécies na ordem A, C, B, A, C, B, A, ..., na qual o comprimento de cada estágio é determinado pela duração de vida da espécie dominante. Os clímaxes cíclicos normalmente seguem esse esquema, frequentemente com um estágio sendo o substrato para o próximo. Muitos desses ciclos são determinados por condições ambientais difíceis, tais como vento ou forte congelamento (Fig. 19.17).

Quando fortes ventos danificam as urzes e outros tipos de vegetação no norte da Escócia, a folhagem rasgada e os galhos quebrados criam aberturas para dano adicional, e o processo se torna autoacelerador. Logo uma ampla área é aberta na ve-

FIG. 19.16 Os carniceiros podem formar uma sequência sucessional transitória. Estas espécies de aves carniceiras estão se alimentando alternadamente numa carcaça de gnu na Reserva Nacional de Masai Mara, no Quênia. Fotografia de R. E. Ricklefs.

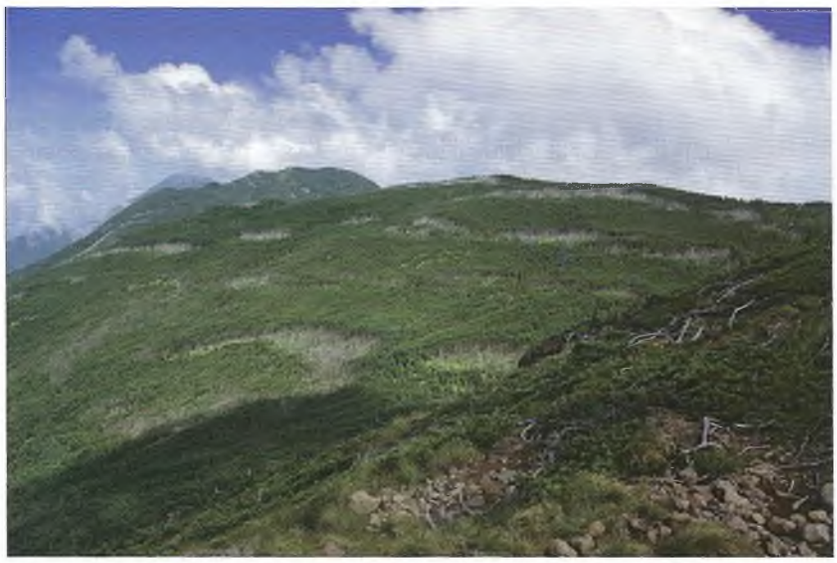


FIG. 19.17 A sucessão cíclica é normalmente determinada por condições ambientais estressantes. Ondas de clareiras abertas pelo vento e sua regeneração em florestas de *Abies* se movem através das encostas do Monte Shimigare, Japão. Fotografia de M. E. Dodd/Amanita Photo Library.

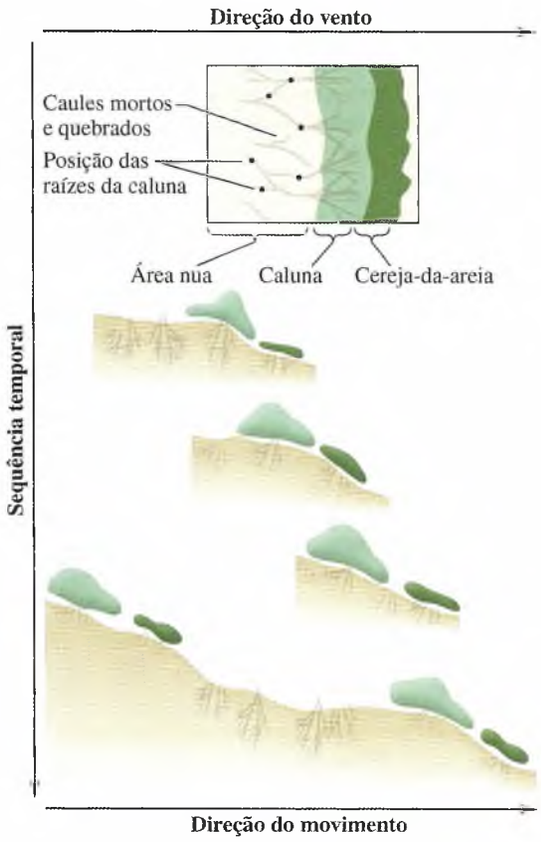


FIG. 19.18 A sucessão cíclica pode envolver uma sequência de dano e regeneração. Este padrão é visto em comunidades da urze-anã do norte da Escócia. Acima está o diagrama de uma vista de topo da urze, mostrando uma faixa de cereja-da-areia (*Arctostaphylos uva-ursi*) crescendo a sotavento da urze-caluna (*Calluna vulgaris*), à medida que o vento danifica a urze a barlavento (para a esquerda). Abaixo está uma vista de perfil da faixa de cereja-da-areia e urze, e como ela parece "migrar" para sotavento com o tempo. Segundo A. S. Watt, *J. Ecol.* 35:1–22 (1947).

getação. A regeneração ocorre no lado protegido da área danificada enquanto o dano pelo vento avança na vegetação exposta. Consequentemente, as ondas de dano e regeneração se movem através da comunidade na direção do vento. Se assistirmos à sequência de ventos de qualquer lugar, testemunharemos uma mata saudável sendo reduzida a terra nua pelo dano do vento e então se regenerando em ciclos repetidos (Fig. 19.18). Se olharmos na mata toda, veremos um mosaico de cobertura vegetal e solo nu.

Tais padrões de mosaico de tipo de vegetação tipificam qualquer comunidade de clímax onde as mortes dos indivíduos alteram o ambiente. As quedas de árvores abrem o dossel da floresta e criam fragmentos de *habitats* que são mais secos, mais quentes e ensolarados do que o solo da floresta em volta. Estas aberturas são normalmente invadidas pelos especialistas de colonização inicial (as pioneiras), que persistem até que o dossel se feche novamente. Assim, as quedas de árvores criam um mosaico mutante de estágios sucessionais dentro de uma comunidade de floresta de outra forma uniforme. De fato, uma adaptação em diferentes espécies para crescer em condições específicas criadas pelas clareiras de diferentes tamanhos poderia intensificar a diversidade global da comunidade de clímax.

Nosso conceito de comunidade de clímax deve incluir padrões cíclicos de mudança, padrões de mosaico de distribuição e estados estáveis alternativos. O clímax é um estado dinâmico, autoperpetuado na sua composição, mesmo se forem ciclos regulares de mudança. A persistência é a chave para o clímax, e um clímax persistente define um clímax tão bem quanto um estado estacionário imutável o faz.

A sucessão enfatiza a natureza dinâmica das comunidades biológicas. Ao abalar seu equilíbrio natural, a perturbação nos revela as forças que determinam a presença ou ausência de espécies numa comunidade, e os processos responsáveis pela regulação da estrutura da comunidade. A sucessão também enfatiza a ideia de que as comunidades normalmente compreendem mosaicos de fragmentos de estágios sucessionais e nos lembra que os estudos de comunidades devem considerar a perturbação e a mudança ambiental em muitas escalas de tempo e espaço.

RESUMO

1. A sucessão é uma mudança na comunidade após uma perturbação no *habitat* ou a formação de um novo *habitat*. A sequência específica de comunidades num dado local é referida como uma sere, e a associação em última instância de plantas e animais é chamada de uma comunidade de clímax.

2. A sucessão em *habitats* recém-formados ou perturbados que são destituídos de vida é denominada de sucessão primária. Os colonizadores iniciais na sucessão primária modificam o ambiente para as espécies que os seguem. As perturbações mais moderadas, que deixam boa parte da estrutura física do ecossistema intacta, são seguidas por uma sucessão secundária.

3. Os estágios iniciais da sere dependem da intensidade e extensão da perturbação, mas seu ponto final reflete o clima — isto é, numa região, as seres tendem a convergir para um único clímax. Contudo, as variações na área das clareiras criadas pela perturbação e nas condições durante os estágios iniciais da sucessão podem levar a estados climáxicos alternativos.

4. De acordo com o conceito de *continuum* de Curtis e McIntosh do clímax, a natureza do clímax varia continuamente através dos gradientes de clima e outras condições ambientais.

5. Joseph Connell e R. O. Slatyer classificaram os processos que governam a sucessão como facilitação, inibição e tolerância. Estes processos são distinguidos pelo efeito de uma espécie estabelecida sobre a probabilidade de colonização por uma espécie colonizadora potencial.

6. A facilitação se refere aos processos pelos quais as espécies sucessionais iniciais modificam as condições numa sere mais favoráveis à colonização por espécies tardias. A inibição se refere aos processos pelos quais as espécies na sere tornam as condições menos favoráveis à colonização ou persistência de outras. A tolerância caracteriza as espécies cuja colonização não é influenciada pela presença de outras espécies na sere, mas em vez disso pelas condições ambientais que ocorrem lá.

7. As características das espécies variam de acordo com seu lugar numa sere. As espécies pioneiras tendem a ter muitas sementes pequenas e facilmente dispersadas, produzem brotos intolerantes à sombra e crescem rapidamente, atingindo também rapidamente a maturidade; as espécies dos estágios tardios têm a característica oposta. As características das espécies pioneiras tendem a torná-las boas colonizadoras, enquanto as das espécies tardias tendem a torná-las fortes competidoras.

8. A sucessão continua até que a adição de novas espécies à sere e a exclusão de espécies estabelecidas não muda mais o ambiente de desenvolvimento da comunidade.

9. O caráter do clímax pode ser influenciado por condições extremas, tais como o fogo e uma intensa pastagem, que altera as interações entre as espécies numa sere.

10. Os clímaxes transitórios se desenvolvem sobre recursos de *habitats* efêmeros, como lagos temporários e carcaças de animais específicos. Nesses casos, podemos pensar em um clímax regional como aquele que inclui sequências sucessionais transitórias.

11. Os clímaxes locais cíclicos podem se desenvolver em comunidades simples, onde cada espécie pode se estabelecer somente em associação com algumas outras. Os clímaxes cíclicos são normalmente determinados por condições físicas difíceis, como congelamento e ventos fortes.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Como os colonizadores distinguem entre sucessão primária e secundária?

2. Como um investimento balanceado entre dispersão e competição afetaria quais tipos de espécies poderiam colonizar pequenas áreas em oposição a grandes áreas numa comunidade?

3. Por que a maioria dos ecólogos não considera mais uma comunidade de clímax como correspondente ao conceito de Clements de comunidade fechada?

4. Compare e confronte os conceitos de facilitação, inibição e tolerância no contexto da sucessão ecológica.

5. Se duas espécies de plantas têm capacidades competitivas e dispersivas semelhantes, que fator poderia ajudar a determinar que espécies ocupam o estágio inicial de uma sere?

6. Que papéis os fungos micorrizais representam na facilitação e na inibição?

7. Por que as espécies sucessionais iniciais e tardias tendem a possuir diferentes adaptações?

8. Que fatores podem impedir uma comunidade de clímax de permanecer no estado estacionário?

9. Por que os clímaxes transitórios não são estáveis?

LEITURAS SUGERIDAS

Berkowitz, A. R., C. D. Canham, and V. R. Kelly. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76:1156–1168.

Bever, J. D., et al. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: More diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *BioScience* 51(11):923–932.

Briggs, J. M., et al. 2005. An ecosystem in transition: Causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience* 55(3):243–254.

Bruno, J. F., J. J. Stachowwicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119–125.

Callaway, R. M., and F. W. Davis. 1993. Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal central California. *Ecology* 74:1567–1578.

Callaway, R. M., and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965.

Christensen, N. L., and R. K. Peet. 1984. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72:25–36.

Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119–1144.

Foster, B. L., and K. L. Gross. 1999. Temporal and spatial patterns of woody plant establishment in Michigan old fields. *American Midland Naturalist* 142:229–243.

Foster, B. L., and D. Tilman. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146:1–10.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species diversity in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107–145.

Halpern, C. B., et al. 1997. Species replacement during early secondary succession: The abrupt decline of a winter annual. *Ecology* 78:621–631.

Howe, H. F., and M. N. Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54(7):651–660.

Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs* 20:230–250.

Keough, M. J. 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65:423–437.

Klironomos, J. N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292–2301.

Knowlton, N. 1992. Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *American Zoologist* 32:674–682.

Nijjer, S., W. E. Rogers, and E. Siemann. 2007. Negative plant–soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens. *Proceedings of the Royal Society of London* B 274:2621–2627.

Prach, K., P. Pysek, and P. Smilauer. 1997. Changes in species traits during succession: A search for pattern. *Oikos* 79:201–205.

Reinhart, K. O., and R. M. Callaway. 2004. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications* 14:1737–1745.

Reinhart, K. O., and R. M. Callaway. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445–457.

Reinhart, K. O., et al. 2003. Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6:1046–1050.

Riggan, P. J., et al. 1988. Interaction of fire and community development in chaparral of southern California. *Ecological Monographs* 58:155–176.

Shafroth, P. B., et al. 2002. Potential responses of riparian vegetation to dam removal. *BioScience* 52(8):703–712.

Sousa, W. P. 1984. Intertidal mosaics: Patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65:1918–1935.

Turner, M. G., V. H. Dale, and E. H. Everham. 1997. Fires, hurricanes, and volcanoes: Comparing large disturbances. *BioScience* 47:758–768.

Turner, M. G., et al. 2003. Disturbance dynamics and ecological response: The contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53(1):46–56.

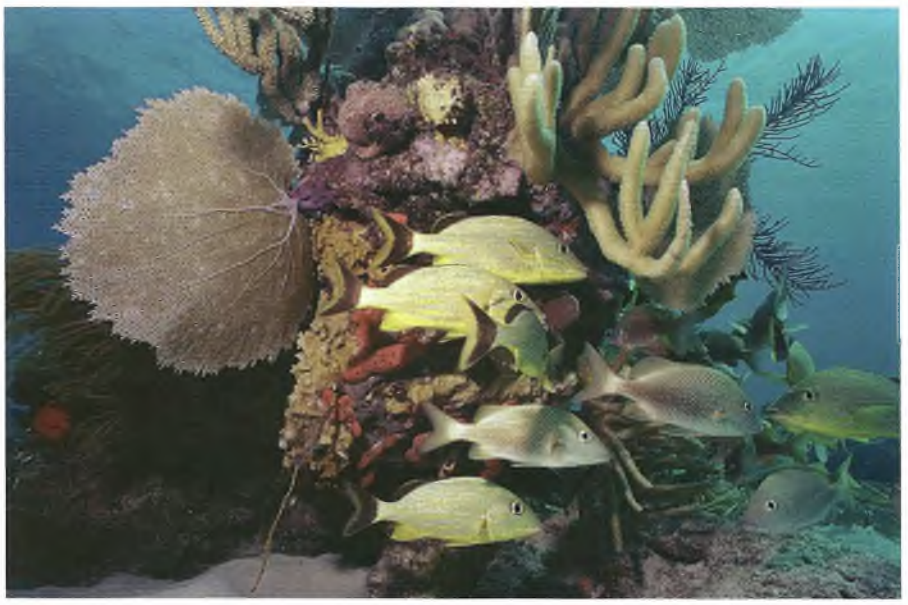
Whittaker, R. J., M. B. Bush, and K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59:59–123.

Whittaker, R. J., S. H. Jones, and T. Partomihardjo. 1997. The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: How disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation* 6:1671–1696.

Zobel, D. B., and J. A. Antos. 1997. A decade of recovery of understory vegetation buried by volcanic tephra from Mount St. Helens. *Ecological Monographs* 67:317–344.

CAPÍTULO 20

Biodiversidade



Os grandes exploradores naturalistas do século 19 — Charles Darwin, Henry W. Bates, Alfred Russel Wallace e outros — viajaram aos trópicos e descobriram lá um grande estoque de espécies desconhecidas dos cientistas europeus. Como vimos no Capítulo 18, o número de espécies na maioria dos grupos de organismos — plantas, animais e talvez micróbios — aumenta marcantemente em direção ao equador (Fig. 20.1). Por exemplo, um hectare de floresta tem tipicamente menos do que 5 tipos de árvores nas regiões boreais, 10–30 nas regiões temperadas e 100–300 nas regiões tropicais. Estas tendências latitudinais na diversidade são profundas e estendem-se até mesmo às maiores profundezas dos oceanos, onde já se pensou que as condições fossem invariantes por todo o globo.

Por que tantas espécies diferentes de organismos vivem nos trópicos (e tão poucas em direção aos polos)? Os fatores que regulam a diversidade das comunidades biológicas são o assunto deste capítulo. Historicamente, os biólogos têm mantido dois pontos de vista sobre estas questões. Um sustenta que a diversidade aumenta sem limite ao longo do tempo, a partir de catástrofes como os impactos de meteoritos que causam extinções em massa de espécies. Os ambientes tropicais, sendo muito mais antigos do que os temperados e polares, têm tido tempo para acumular mais espécies. De acordo com isso, a diversidade é simplesmente uma questão de história. O segundo ponto de vista sustenta que a diversidade atinge um equilíbrio, no qual o surgimento de novas espécies equilibra a perda das já existentes. Em ambos os casos, os fatores que adicionam espécies pesariam mais fortemente no equilíbrio — ou menos fortemente, os que removem — mais próximo dos trópicos.

Por toda a primeira metade do século 20, o primeiro ponto de vista, o histórico, gozou de mais aceitação. Os ecólogos compreenderam que os ambientes tropicais têm dominado a superfície da Terra na maior parte da sua história, enquanto as mudanças no clima (particularmente durante as eras glaciais) têm de quando em vez destruído a maioria das biotas temperadas e polares, reiniciando o relógio da diversidade, assim por dizer. Mais recentemente, contudo, com a integração da ecologia de população na teoria da comunidade, os ecólogos aceitam que a diversidade poderia ser regulada num estado estacionário. De acordo com isso, os processos oponentes dependentes da diversidade se equilibram, assim como

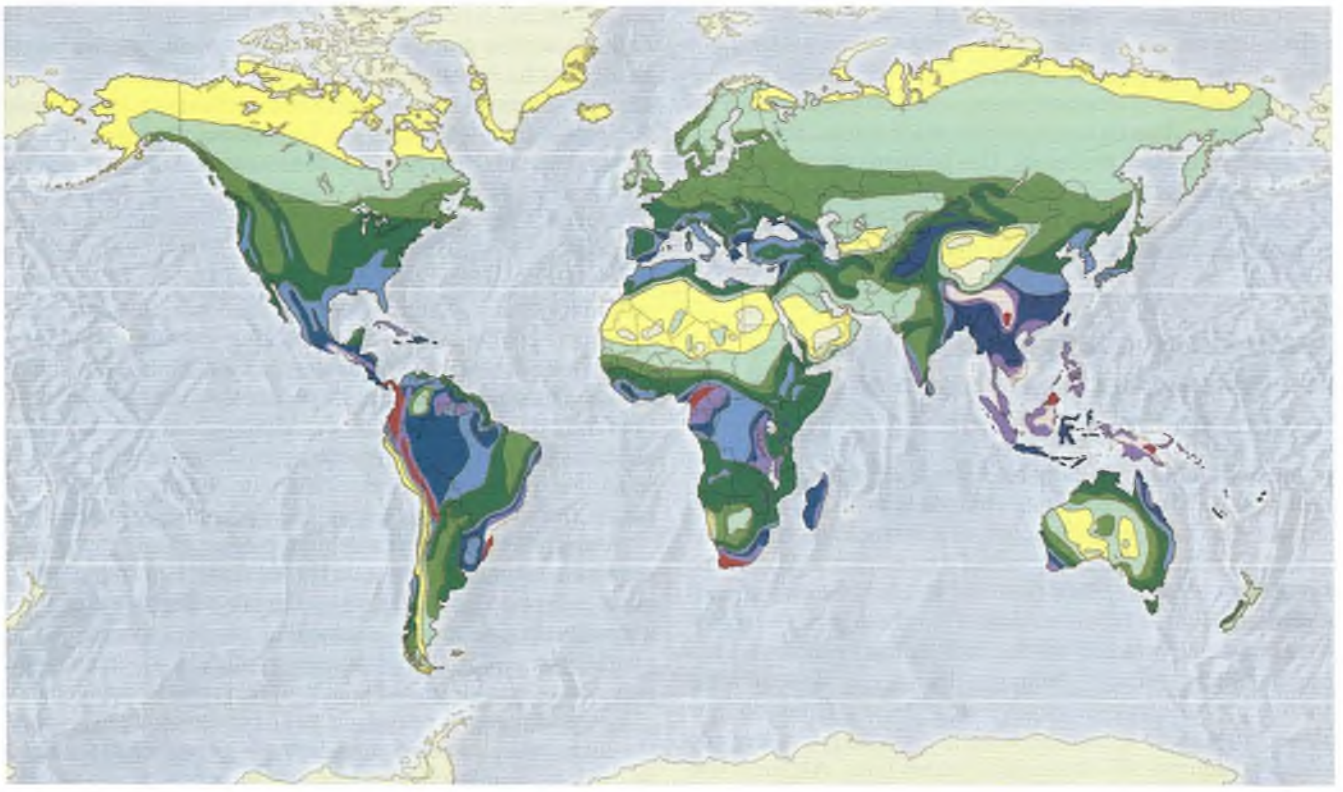


FIG. 20.1 A riqueza de espécies varia com a superfície da Terra. O número estimado de espécies de plantas em quadrados de uma grade de 100 × 100 km mostra a tendência geral de aumento da riqueza de espécies em direção aos trópicos, assim como o efeito crescente das montanhas e o decrescente das áreas áridas. Segundo W. Barthlott, W. Lauer e A. Placke, *Erdkunde* 50:317–326 (1996).

as taxas de natalidade e mortalidade dependentes da densidade se combinam com a capacidade de suporte da população. Este ponto de vista desafia os ecólogos a identificar os processos responsáveis pela adição e remoção das espécies nas escalas locais e regionais, e a descobrir por que o equilíbrio entre esses processos difere de lugar para lugar.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A variação na abundância relativa das espécies influencia os conceitos de biodiversidade
- O número de espécies aumenta com a área amostrada
- Os padrões de macroescala da diversidade refletem a latitude, a heterogeneidade ambiental e a produtividade
- A diversidade tem componentes regionais e locais
- A diversidade pode ser compreendida em termos de relações de nicho
- As teorias de equilíbrio de diversidade equilibram os fatores que adicionam e que removem espécies
- As explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nos trópicos se focalizam na dinâmica da floresta

A tendência geral em aumentar a riqueza de espécies em direção aos trópicos ofusca o fato de que a variação também ocorre dentro de cinturões latitudinais. Em particular, a riqueza de espécies varia entre diferentes continentes e entre áreas de clima e topografia distintas. Por exemplo, as florestas temperadas do leste da Ásia sustentam duas vezes o número de espécies de aves encontradas na América do Norte e três vezes o número encontrado na Europa. Os manguezais, ao contrário de outros *habitats* tropicais, tipicamente têm menos espécies, raramente mais do que 10 espécies de árvores e arbustos em qualquer lugar e somente cerca de 50 em todo o mundo.

Estas variações sugerem que diversos processos influenciam o número de espécies encontradas num determinado lugar. O gradiente latitudinal predominante na riqueza de espécies sugere processos agindo uniformemente por todo o planeta. Os padrões na diversidade que refletem as variações na temperatura e precipitação num cinturão latitudinal implicam a influência de processos locais. A diversidade excepcionalmente alta, associa-

da com a topografia complexa dos Andes da América do Sul e do Himalaia no sul da Ásia, indica que fatores geográficos também afetam a riqueza de espécies. Os processos que influenciam a diversidade claramente agem sobre diversas escalas espaciais e temporais, e os ecólogos têm usado muitas abordagens para caracterizar estes processos. Um primeiro passo importante foi encontrar formas de descrever a diversidade de espécies que permitam aos ecólogos comparar a diversidade através das regiões e quantificar os padrões de riqueza de espécies.

A variação na abundância relativa das espécies influencia os conceitos de biodiversidade

O termo geral **biodiversidade** refere-se à variação entre os organismos e os sistemas ecológicos em todos os níveis, incluindo a variação genética nas populações, as diferenças morfológicas e funcionais entre espécies e a variação na estrutura do bioma e nos processos ecossistêmicos tanto nos sistemas terrestres quanto aquáticos. Como a biodiversidade é tão abrangente, os ecólogos normalmente estudam um dos índices mais simples e mais gerais da biodiversidade: o número de espécies de uma área, normalmente chamado de *riqueza de espécies*. Contudo, por qualquer critério que se escolha, todas as espécies numa área não são iguais. Algumas são abundantes, outras raras. Algumas têm efeitos importantes sobre a dinâmica populacional na comunidade; outras raramente se fazem notadas. Como se mede a "presença" de uma espécie — sua *importância* na comunidade? Isso depende do seu propósito e também de considerações práticas envolvidas na amostragem de espécies na natureza.

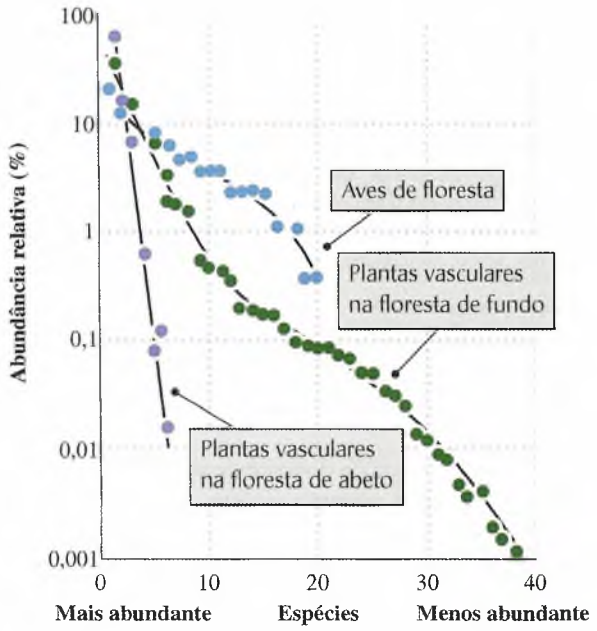


FIG. 20.2 As abundâncias das espécies podem ser plotadas numa escala logarítmica. As curvas de classificação de abundância são mostradas para três comunidades naturais: aves numa floresta decídua em West Virginia; plantas vasculares numa floresta de abeto subalpina nas Great Smoky Mountains, Tennessee; e plantas vasculares numa floresta de fundo também nas Great Smoky Mountains. Cada ponto representa uma espécie. A abundância é representada pelo número de indivíduos de aves e pela produção primária líquida das plantas. Segundo R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems* (2nd ed.), Macmillan, New York (1975).

Uma forma importante de caracterizar a diversidade de espécies é pela abundância relativa das espécies. A abundância pode ser quantificada pelo número, densidade ou biomassa dos indivíduos numa área amostrada, pela frequência das áreas amostradas, na qual uma determinada espécie é registrada, ou pela *cobertura* (a proporção da área do *habitat* coberta por uma espécie), uma medida normalmente empregada pelos botânicos. O número de indivíduos sozinho poderia certamente sub-representar a influência ecológica da espécie se uma amostra incluísse, por assim dizer, tanto as formigas quanto os elefantes. Em cada caso, seria tentador quantificar a massa total de espécies ou sua taxa total de metabolismo energético. Adotar uma medida de abundância é um primeiro passo necessário no esforço de determinar por que os padrões específicos de abundância relativa caracterizam as regiões ou comunidades da natureza.

A **abundância relativa** de uma espécie é sua representação proporcional numa amostra ou comunidade. Uma retratação comum da abundância relativa é o **gráfico de classificação de abundância**, que mostra as abundâncias das espécies, normalmente numa escala logarítmica, classificadas da mais comum para a mais rara (Fig. 20.2). Tais gráficos nos levam à observação, virtualmente universal, de que os sistemas ecológicos contêm umas poucas espécies abundantes — normalmente chamadas de espécies **dominantes** — e muitas mais raras.

Como muitas espécies são raras, quase qualquer amostra, não importa quão grande, está fadada a não detectar espécies encontradas raramente. Assim, ao comparar a diversidade entre amostras, é importante usar técnicas de amostragem idênticas ou levar em consideração os tamanhos de amostra usando um índice de riqueza de espécies. O último método pode ser feito somente quando a riqueza de espécies (S) e o tamanho da amostra (N, número de indivíduos ou alguma outra medida da abundância) têm uma relação conhecida. Dois índices da riqueza de espécies valem a pena descrever aqui. O índice de Margalef $D = (S - 1)/\ln(N)$ assume que a riqueza de espécies aumenta com o logaritmo do tamanho da amostra (o índice de Margalef é descrito em mais detalhes no Módulo de Análise de Dados 5). O índice de Menhinick, $D = S/\sqrt{N}$, usa a raiz quadrada do tamanho da amostra como ponto de referência. Ambos os índices normalizam a riqueza de espécies em relação ao tamanho da amostra.

Diversas medidas da riqueza de espécies, denominadas de *medidas de heterogeneidade*, combinam a riqueza de espécie com a variação nas abundâncias das espécies, também conhecidas como *equalização de espécies*. Uma medida dessas é o **índice de Simpson**, γ (gama) $= \Sigma p_i^2$, onde p_i é a proporção de indivíduos na amostra que pertence à espécie i. Assim, γ é a soma da proporção quadrada de cada espécie na amostra, e é a probabilidade de que quaisquer dois indivíduos retirados aleatoriamente da amostra serão da mesma espécie. O índice de Simpson é expressado mais adequadamente como o seu inverso, $S_i = 1/\gamma$, onde S_i é sempre menor do que o número de espécies na amostra, porque cada espécie é pesada pela sua abundância relativa no índice. De fato, o valor de S_i é idêntico ao valor que se obteria para uma amostra de S_i de espécies de mesma abundância.

Esta seção não é um tratamento exaustivo dos índices de diversidade, cuja discussão preencheria volumes. Contudo, ela deve enfatizar a você a variação nas abundâncias entre as espécies numa comunidade. Esta variação impõe problemas para a descrição da diversidade e desafia os ecólogos a compreender

por que algumas espécies são comuns e outras raras. Na prática, a riqueza de espécies e as várias diversidades e os vários índices de heterogeneidade estão fortemente correlacionados, e assim, para muitos propósitos, simplesmente contar a riqueza de espécies proporciona uma base suficiente para estudar a diversidade.

MAIS NA REDE *A Distribuição Lognormal.* A variação nas abundâncias das espécies numa comunidade pode ser descrita por uma relação estatística simples que mostra como o número de espécies aumenta com o tamanho da amostra.

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 5 *Quantificando a Biodiversidade.* Aprenda métodos para quantificar a diversidade de espécies no final do capítulo.

O número de espécies aumenta com a área amostrada

Como regra geral, mais espécies são encontradas em áreas grandes do que em pequenas. Olaf Arrhenius, químico de agricultura sueco, foi o primeiro a formalizar esta **relação espécie–área** em 1921. Desde então, tem sido uma prática comum comparar as riquezas de espécies (S) com as áreas (A) usando uma função de potência da forma:

$$S = cA^z$$

onde c e z são constantes ajustadas aos dados. Os ecólogos retratam as relações espécie–área graficamente plotando o logaritmo da riqueza de espécies contra o logaritmo da área, como mostrado na Fig. 20.3. Após a transformação log, a relação espécie–área se torna:

$$\log S = \log c + z \log A$$

que é a equação para uma linha reta com inclinação[1] z.

As relações espécie–área em muitos grupos de organismos são lineares na escala log, e normalmente têm inclinações dentro do intervalo $z = 0{,}20$–$0{,}35$ — isto é, o número de espécies aumenta nas proporções entre um quinto e um terço da potência (raiz quinta a raiz cúbica) da área. Esta relação reflete o resultado de muitos processos, e nas escalas, desde locais até globais, as influências variantes destes processos alteram a inclinação da relação de formas previsíveis.

Para as menores áreas, começando com amostras que incluem somente uns poucos indivíduos, o número de espécies aumenta com a área simplesmente porque mais indivíduos são amostrados. A inclinação desta relação é normalmente um tanto alta. Uma amostra de um indivíduo só pode ter uma espécie. Um segundo indivíduo provavelmente será de outra espécie. Assim, a riqueza de espécies inicialmente dobra, ou quase isso, à medida que o tamanho da amostra dobra ($z = 1$).

Quando as áreas são grandes o bastante tal que as amostras refletem a maioria das espécies locais, a relação espécie–área depende principalmente dos novos tipos de *habitats* que estão sendo incluídos em áreas progressivamente maiores. Por exemplo, um único hectare poderia incluir um único tipo de *habitat*, e uma amostra no nível do município, diversos tipos de *habitats*. Uma amostra no nível de estado poderia introduzir mais tipos

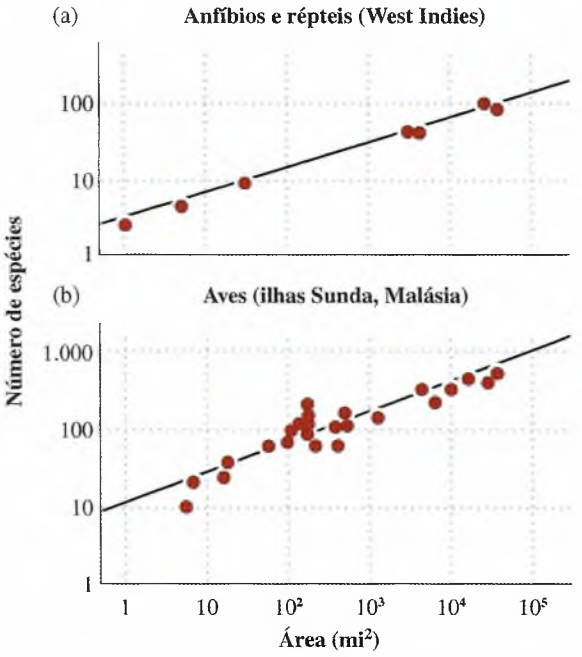


FIG. 20.3 O número de espécies aumenta com a área amostrada. A relação espécie–área para (a) anfíbios e répteis nas West Indies e (b) aves nas ilhas Sunda do Arquipélago Malaio apresentam este padrão. Segundo R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *Evolution* 17:373-387 (1963), e *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1967).

de *habitats*, à medida que uma variedade das características geográficas de macroescala, tais como montanhas, é adicionada, e uma amostra no nível do continente incluiria todos os *habitats* formados numa vasta abrangência de zonas climáticas, assim como a associação com diversas características geográficas. Numa escala global, a inclusão de diferentes continentes introduziria ainda outro fator de aumento da riqueza de espécies: a evolução de linhagens evolutivas distintas em continentes isolados.

Um estudo das relações espécie–área nos campos temperados da Carolina do Norte, na Suécia e na Holanda ilustra estas mudanças na inclinação da relação em função da escala (Fig. 20.4). As áreas amostradas menores em cada lugar foram de 10 cm^2, e geralmente incluíram duas ou três espécies de plantas, no máximo. À medida que a área amostrada aumentou acima de 1 m^2, a relação espécie–área assumiu uma forma que permaneceu constante até uma área do tamanho de um estado ou um país europeu, mais do que um bilhão de vezes maior. Acima daquele ponto, a inclinação começou a aumentar rápido novamente, à medida que as amostras em escala global combinaram espécies de diferentes continentes. Assim, três processos agindo em três escalas determinam a forma geral da relação espécie–área: amostragem local, a formação de uma diversidade de tipos de *habitat* dentro de uma região ambientalmente heterogênea e a evolução de distintas linhagens em continentes isolados.

As relações espécie–área em ilhas

A relação espécie–área em ilhas é influenciada por um quarto processo, a extinção de espécies. Alguns ecólogos encontraram uma inclinação da relação como sendo maior quando ilhas de

[1] N.R.T.: Coeficiente angular da reta.

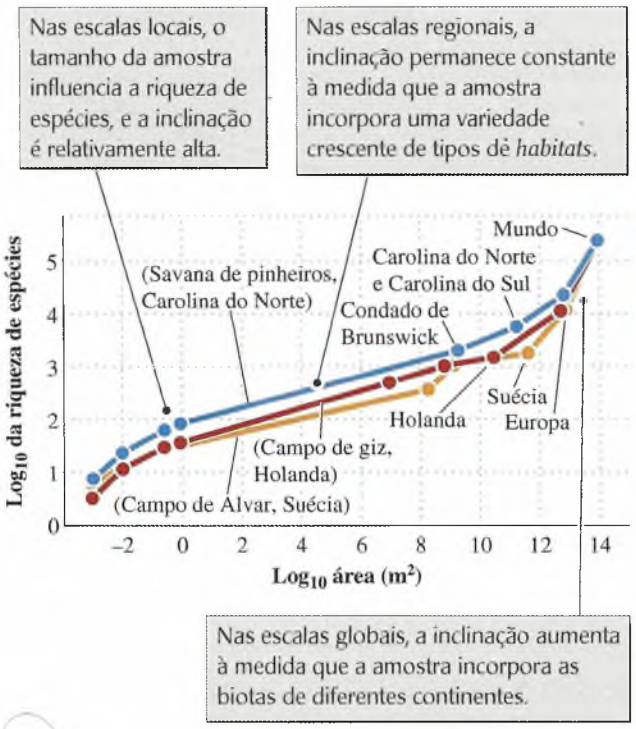


FIG. 20.4 A inclinação da relação espécie–área é influenciada por diferentes processos em diferentes escalas. São mostradas relações espécie–área para campos temperados na (a) Carolina do Norte, (b) Holanda e (c) Suécia. Em todas as três localidades, o número de espécies de plantas de campo aumenta com o tamanho da amostra em áreas pequenas, com a inclusão de novos tipos de *habitats* das áreas intermediárias e com a incorporação de diferentes continentes na escala maior (global). Note que as relações espécie–área para as três localidades são quase sobrepostáveis. Segundo J. Fridley et al., *Am. Nat.* 168:133–143 (2006).

diferentes tamanhos são comparadas do que quando áreas continentais são comparadas num intervalo de tamanho comparável. A abrangência de uma espécie insular endêmica (uma espécie encontrada naquela ilha e em nenhum lugar mais) não pode ser maior do que a ilha que habita, enquanto as abrangências das espécies continentais geralmente excedem as fronteiras de uma determinada área de amostragem. Em consequência, a dispersão de indivíduos impede que as populações dentro de pequenas áreas continentais venham a se extinguir localmente, enquanto nas ilhas de tamanho semelhante é mais provável que se percam espécies. Assim, áreas menores e maiores em continentes têm complementos mais semelhantes de espécies do que ilhas menores e maiores, e a inclinação da relação espécie–área é consequentemente menor.

Essa diferença maior na riqueza de espécies entre ilhas pequenas e grandes deve refletir diferenças em suas qualidades intrínsecas. Os fatores que provavelmente mais aumentam a riqueza de espécies incluem a diversidade de *habitat*, que tende a aumentar com o tamanho (e resultando em heterogeneidade topográfica) da ilha, e o tamanho *per se*, considerando-se que ilhas maiores são alvos mais fáceis para imigrantes potenciais do continente. Além disso, ilhas maiores sustentam populações maiores, que podem persistir mais tempo devido à sua maior diversidade genética, distribuições mais amplas sobre os *habitats*, e tamanho grande o bastante para escapar da extinção estocástica.

Pode-se determinar se o tamanho da ilha propriamente dita ou a diversidade de *habitats* é mais importante para a relação espécie–área pela comparação de ilhas de tamanhos semelhantes, mas diferentes variedades de *habitats*, e vice-versa, para separar os efeitos destes dois fatores estatisticamente. As Antilhas Lesser, por exemplo, contêm ilhas de diversos tamanhos, mas ilhas de um dado tamanho podem ser vulcões oceânicos com *habitats* diversos, variando desde manguezais costeiros até florestas pluviais e florestas nebulosas, ou eles podem ser áreas baixas de leito marinho elevado, dominado por florestas secas e arbustos. As análises mostraram que o número de espécies de morcegos, que não são especialistas de *habitats*, foi sensível para área da ilha, mas não para diversidade de *habitats*. No outro extremo, o número de espécies de répteis e anfíbios dependeu somente da diversidade de *habitat* e não estava relacionado com o tamanho da ilha *per se*. Os répteis e os anfíbios têm populações muito grandes nessas ilhas, mas tendem a ser especialistas estreitos de *habitat*, o que indubitavelmente explica a importância da diversidade de *habitats* para as suas riquezas de espécies. Este exemplo realça quão importante é estudar os processos subjacentes quando se está interessado em compreender o significado dos padrões.

Os padrões de macroescala da diversidade refletem a latitude, a heterogeneidade ambiental e a produtividade

No Hemisfério Norte, o número de espécies na maioria dos grupos de animais e plantas aumenta do norte para o sul. Os ecólogos visualizaram estes padrões de diversidade mapeando os números de espécies encontrados em áreas amostradas delimitadas por latitude e longitude. Por exemplo, na área da América do Norte que se estende até o Istmo do Panamá, o número de espécies de mamíferos ocorrendo em blocos de amostra quadrados de 150 milhas de lado (241 km) aumentou de pouco mais de 20 no norte do Canadá para mais de 140 na América Central (Fig. 20.5). Estes aumentos na riqueza de espécies do norte para o sul acompanham o aumento das temperaturas, como discutido mais adiante nesta seção.

O número de espécies de mamíferos também aumenta do leste para o oeste na América do Norte. Neste caso, os aumentos na riqueza de espécies refletem a influência da heterogeneidade geográfica. Dentro de um intervalo estreito de latitude no meio dos Estados Unidos, mais espécies de mamíferos vivem em montanhas topograficamente heterogêneas do oeste (90–120 espécies por bloco) do que nos estados do leste, ambientalmente mais uniformes (50–75 espécies por bloco). Presumivelmente, a maior heterogeneidade dos ambientes no oeste proporciona condições adequadas para um número maior de espécies. Além disso, note que a diversidade diminui em direção ao sul ao longo da península da Baixa Califórnia. Em outras palavras, menos espécies ocorrem em distâncias progressivamente maiores do sudoeste dos Estados Unidos, sugerindo que os indivíduos se dispersando têm menos probabilidade de estender os limites de uma abrangência de espécies até a parte estreita da península.

O padrão da riqueza de espécies para aves terrestres se acasalando na América do Norte se assemelha àquele dos mamíferos, mas as árvores, os répteis e os anfíbios apresentam padrões notavelmente diferentes (Fig. 20.6). A riqueza de espécies dos répteis diminui de forma razoavelmente uniforme à medida que a temperatura diminui em direção ao norte, enquanto as árvores

FIG. 20.5 Na América do Norte, a riqueza de espécies de mamíferos aumenta em direção ao equador e nas regiões de alta diversidade de *habitats*. As linhas de contorno no mapa indicam os números de espécies de mamíferos encontrados em blocos de amostra de 150 milhas de largura. Segundo G. G. Simpson, *Syst. Zool.* 13:57–73 (1964).

e, especialmente, os anfíbios são mais diversos na metade leste mais úmida da América do Norte do que nas regiões mais secas e montanhosas do oeste.

A heterogeneidade ecológica e a produtividade do *habitat*

Numa região, a heterogeneidade dos solos, estrutura vegetacional e outras medidas de *habitat* exercem uma forte influência na diversidade. Os censos de aves reprodutoras em blocos de 5–20 ha de vários tipos de *habitat* na América do Norte revelam uma média de cerca de seis espécies em campos, 14 em arbustos e 24 em florestas decíduas de planície. *Habitats* mais produtivos tendem a abrigar mais espécies, mas *habitats* com estruturas vegetacionais simples, como campos e alagados, têm menos espécies do que os *habitats* mais complexos com produtividade semelhante (Fig. 20.7). Este princípio também se aplica às plantas. Os alagados, por exemplo, são altamente produtivos, mas ecologicamente uniformes, e assim têm relativamente poucas espécies de plantas. A vegetação do deserto é menos produtiva do que a do alagado, mas sua maior heterogeneidade estrutural dá lugar a mais tipos de habitantes (Fig. 20.8).

A complexidade e a diversidade estruturais têm sempre andado juntas nas mentes dos observadores de aves e outros naturalistas, mas Robert e John MacArthur foram os primeiros a colocar esta relação numa forma quantitativa, que tornou acessível para análise. Eles fizeram isso simplesmente plotando a riqueza de espécies de aves observadas em diferentes *habitats* em relação à diversidade na altura da folhagem, uma medida da complexidade estrutural da vegetação (Fig. 20.9). Outros ecólogos logo demonstraram relações semelhantes. Entre as aranhas de teia, por exemplo, a riqueza de espécies varia na relação direta com a heterogeneidade nas alturas dos topos da vegetação na qual as aranhas prendem suas teias. Nos *habitats* de deserto do sudoeste dos Estados Unidos, a riqueza de espécies de lagartos muito se iguala ao volume total de vegetação por unidade de área, que acompanha a riqueza de espécies de plantas e heterogeneidade estrutural.

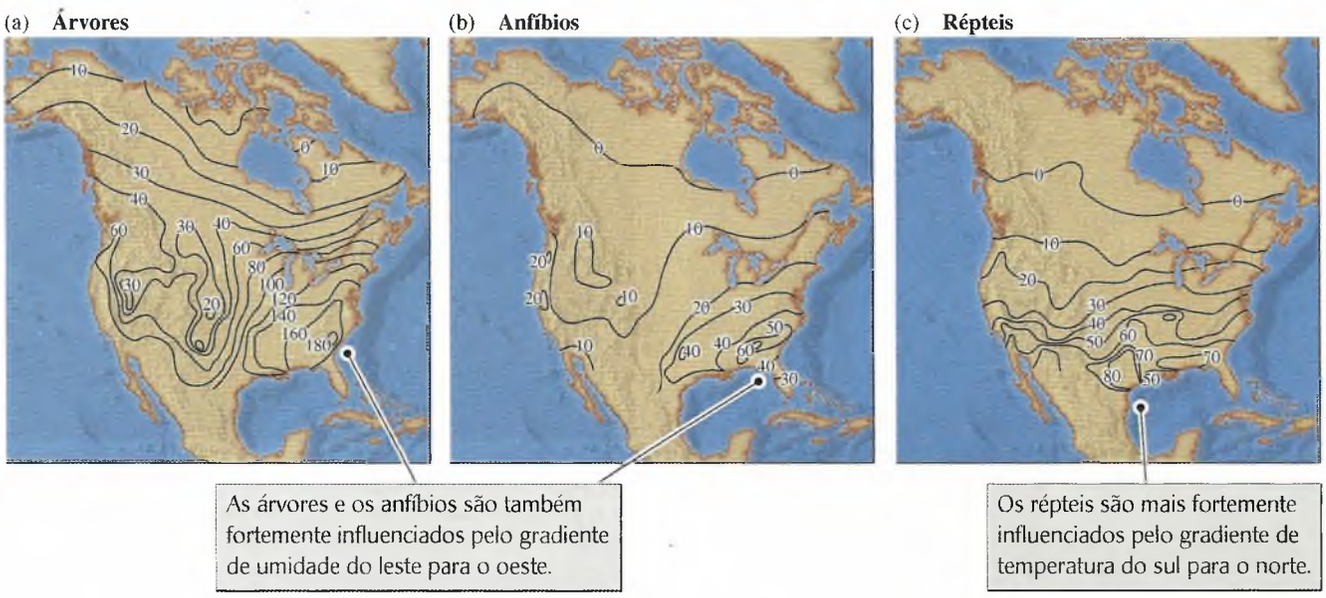


FIG. 20.6 Os padrões de riquezas de espécies em diferentes táxons mostram influências ambientais diferentes. As linhas de contorno indicam o número de espécies de (a) árvores, (b) anfíbios e (c) répteis encontrados em blocos de amostras em aproximadamente 150 milhas (241 km) de lado. Segundo D. J. Currie, *Am. Nat.* 137:27–49 (1991).

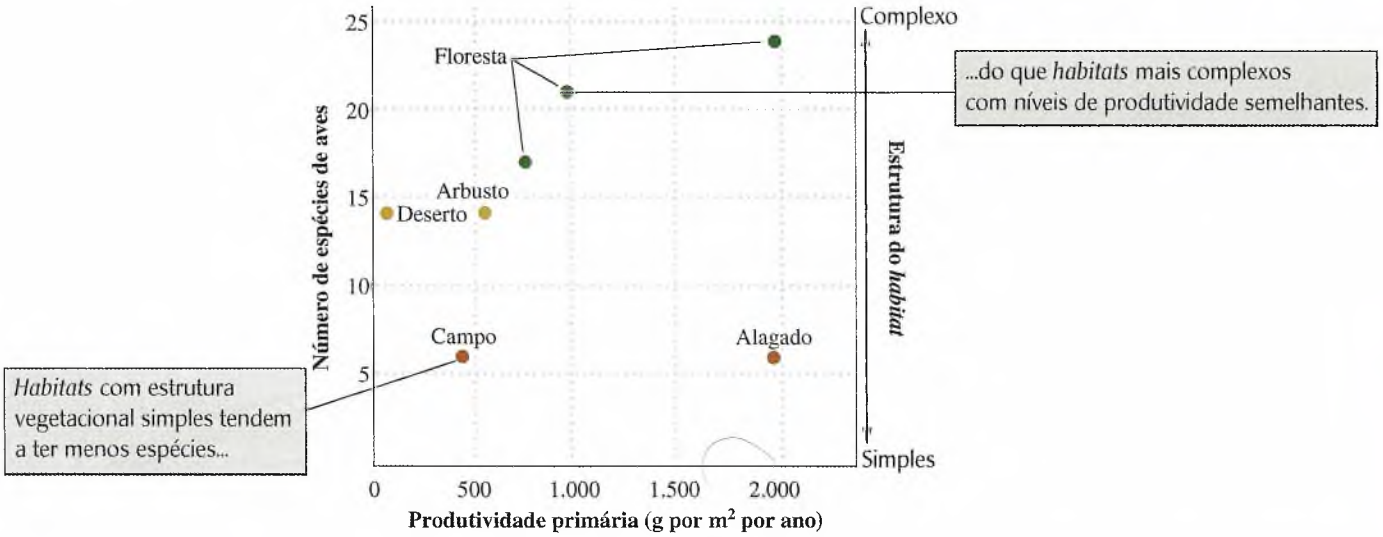


FIG. 20.7 A diversidade é mais alta em *habitats* estruturalmente complexos. Entre sete tipos de *habitats* nas regiões temperadas, o número médio de espécies de aves tende a aumentar com a produtividade do *habitat*. A riqueza de espécies é mais baixa, contudo, em alagados e *habitats* de campo estruturalmente simples, e mais alta em *habitats* de floresta estruturalmente complexos. Segundo E. J. Tramer, *Ecology* 50:927–929 (1960); produtividade de dados de R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2nd ed., Macmillan, New York (1975).

A entrada de energia solar e a precipitação

A entrada de energia do Sol e a água da precipitação predizem uma riqueza de espécies razoavelmente bem na maioria dos grupos de organismos. O ecólogo Brad Hawkins, da Universidade da Califórnia em Irvine, e seus colegas levantaram muitos estudos publicados e concluíram que a entrada de energia solar (ou, mais genericamente, a temperatura ambiental) proporciona a melhor previsão da riqueza de espécies animais nas regiões ao norte de 15° N, enquanto a disponibilidade de água tem mais influência nos trópicos e no Hemisfério Sul (Fig. 20.10). A precipitação é mais influente do que as energias nos trópicos e regiões temperadas do sul porque as temperaturas são relativamente uniformes naquelas regiões, e assim as diferenças entre aqueles ambientes se manifestam principalmente como diferenças na precipitação. Por outro lado, a radiação solar e a temperatura aumentam dramaticamente do norte para o sul através dos continentes do Hemisfério Norte.

(a)

(b)

FIG. 20.8 A estrutura vegetacional pode ser mais importante do que a produtividade na determinação da diversidade. (a) O deserto de Sonora na Baixa Califórnia e (b) um alagado salgado em Eastham, Massachusetts, ilustram extremos de produtividade de *habitats*. Contudo, o alagado altamente produtivo, que tem estrutura vegetacional simples, tem menos espécies de plantas do que o deserto. Fotografia (a) por R. E. Ricklefs; fotografia (b) por David Weintraub/Photo Researchers.

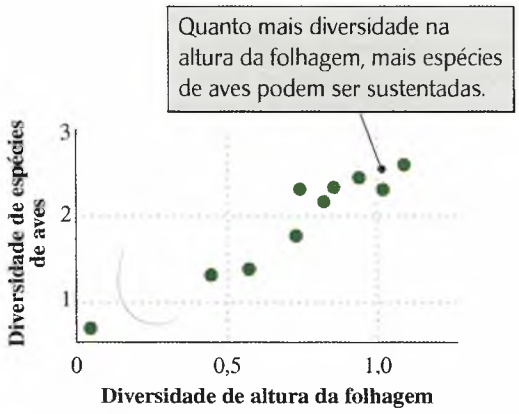


FIG. 20.9 A diversidade das espécies de aves está correlacionada com a diversidade da altura da folhagem. Robert e John MacArthur descobriram esta relação em áreas de floresta decídua, campos abandonados e *habitats* de floresta em regeneração no leste da América do Norte. Segundo R. H. MacArthur e J. MacArthur, *Ecology* 42:594–598 (1961).

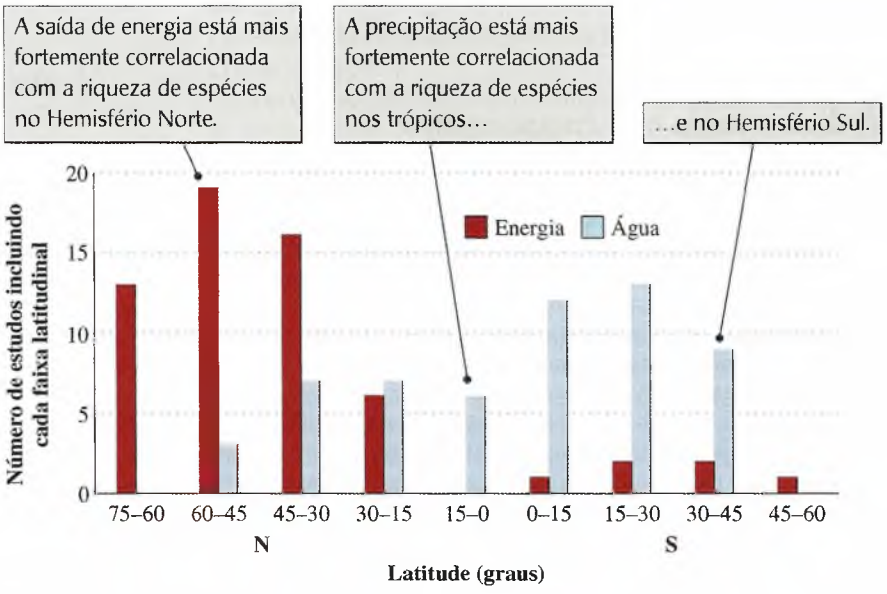


FIG. 20.10 As variáveis climáticas associadas com a riqueza de espécies variam ao longo do globo. As barras indicam o número de estudos nos quais as variáveis relacionadas com a entrada de energia solar (p. ex., a temperatura ambiental) ou com a entrada de água foram previsores significativos da riqueza de espécies. Segundo B. A. Hawkins et al., *Ecology* 84:3105–3117 (2003).

A entrada de energia num sistema pode ser descrita pela **evapotranspiração potencial** (PET[2]), que é a quantidade de água que poderia ser evaporada do solo e transpirada pelas plantas, dada aquela temperatura e umidade médias. Esta medida integra a temperatura e a radiação solar e é assim um índice para a entrada de energia global no ambiente. A PET prevê a riqueza de espécies nos vertebrados da América do Norte relativamente bem, embora as relações sejam complexas (Fig. 20.11). Em cada classe de vertebrados, a riqueza de espécies aumenta à medida que a PET aumenta, pelo menos na parte debaixo da abrangência da PET, refletindo um aumento na diversidade do norte para o sul dentro do continente (veja as Figs. 20.5 e 20.6). Contudo, acima de um certo limite de PET — cerca de 500 mm por ano para aves e mamíferos, 1.000 mm por ano para anfíbios e 1.500 mm por ano para répteis — a riqueza de espécies se nivela. Acima destes limites, um aumento na temperatura falha em aumentar a capacidade do ambiente em sustentar mais espécies de vertebrados, particularmente nas partes áridas do oeste do continente, onde o aumento da temperatura se torna um estresse.

No entanto, a correlação geral entre a PET e a riqueza de espécies tem feito surgir a ideia de que há uma relação causal en-

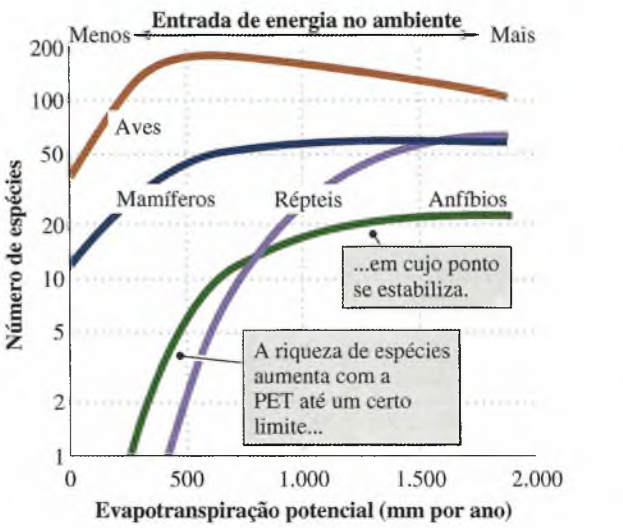


FIG. 20.11 A riqueza de espécies está correlacionada com a entrada de energia no ambiente. Este gráfico mostra a relação da evapotranspiração potencial (PET) com a riqueza de espécies para aves, mamíferos, anfíbios e répteis na América do Norte. Segundo D. J. Currie, *Am. Nat.* 137:27–49 (1991).

[2]N.R.T.: *Potential evapotranspiration.*

tre as duas, conhecida como a *hipótese energia–diversidade*. Uma possibilidade é que uma quantidade maior de energia no ecossistema pode ser compartilhada por um número maior de espécies. Uma entrada maior de energia e a resultante maior produtividade biológica poderia também sustentar populações de tamanho maior, dessa forma reduzindo as taxas de extinção, tal que as espécies fossem capazes de persistir e que não seriam capazes de manter populações no nível de energia mais baixo. Uma entrada alta de energia poderia também acelerar a mudança evolutiva e aumentar a taxa de formação de espécies. Embora estas ideias sejam atraentes, nenhum destes mecanismos foi ainda verificado experimentalmente, e algumas dúvidas pairam sobre a correlação energia–diversidade de fato representar um padrão geral ou explicar a riqueza de espécies.

Como veremos, os fatores que influenciam a riqueza de espécies são complexos. Tantos fatores representam papéis em diferentes escalas que não deveríamos esperar encontrar uma explicação simples e geral para todos os padrões observados.

A diversidade tem componentes regionais e locais

A diversidade pode ser medida em qualquer escala espacial. A **diversidade local** (ou *diversidade alfa*) é o número de espécies numa pequena área de *habitat* homogêneo. Claramente, a diversidade local é sensível a como se define *local* e *habitat* e a quão intensivamente se amostra a comunidade.

A **diversidade regional** (ou *diversidade gama*) é o número total de espécies observado em todos os *habitats* dentro de uma área geográfica que não inclui nenhuma barreira significativa à dispersão dos organismos. Assim, como definimos *região* depende do tipo de organismo em que estamos interessados. O ponto importante é que, numa região, as distribuições de espécies devem refletir a distribuição de *habitats* adequados, em vez de a capacidade da espécie se dispersar para um determinado lugar.

Se cada espécie ocorre em todos os *habitats* em uma região, então as diversidades locais e regionais seriam as mesmas. Contudo, se cada *habitat* tiver uma biota única, a diversidade regional seria igual à soma das diversidades locais de todos os *habitats* da região. Os ecólogos se referem a diferença, ou *substituição*, nas espécies de um *habitat* para o outro como a **diversidade beta**. Quanto maior a diferença nas espécies entre os *habitats*, maior a diversidade beta.

Os ecólogos deduziram muitos índices para quantificar a diversidade beta, cada um deles útil em aplicações específicas. O índice de similaridade de Sørensen, que compara as espécies em duas comunidades (1 e 2), é o número de espécies mantidas em comum (C) dividido pelo número médio de espécies em cada comunidade (S_1 e S_2):

$$\text{Similaridade de Sørensen} = \frac{C}{(S_1 + S_2)/2}$$

A similaridade de Sørensen varia de 0 (completamente diferente) até 1 (todas as espécies compartilhadas). Uma medida relacionada, a similaridade de Jaccard (que também varia de 0 a 1), é $J = C/(C + U_1 + U_2)$, onde U_1 e U_2 são o número das espécies únicas (não compartilhadas) nas comunidades 1 e 2.

Uma outra medida da diversidade beta é a taxa na qual a similaridade diminui com a distância entre duas amostras. Um exemplo que ilustra este padrão para floras no nível do estado e província nas regiões temperadas do leste da Ásia e leste da América do Norte (Fig. 20.12) mostra que a diversidade beta é mais alta na Ásia em relação tanto à latitude quanto à longitude. Como se poderia esperar da alta substituição de espécies entre as áreas no leste da Ásia, a diversidade regional (gama) também é mais alta lá. Naturalmente, distância é um sinônimo de mudança ambiental — primordialmente temperatura na direção norte–sul (latitudinal) e precipitação na direção leste–oeste (longitudinal) — e a similaridade de Sørensen também decresce com as diferenças de clima em ambas as direções. O leste da Ásia apresenta uma maior diversidade beta do que o leste da América do Norte, principalmente por causa de sua maior complexidade topográfica, incluindo as montanhas que sobem a mais do que 6.000 m no sul e a alta elevação do Platô do Tibete a oeste.

Na América do Norte, a diminuição na similaridade de Jaccard entre as floras dos estados e províncias na direção leste–oeste é ativamente forte para o sul, mas se torna menos intensa mais acima ao norte (Fig. 20.13). A diferença grande em similaridade com a distância no sul está fortemente relacionada com o contraste no clima entre o leste úmido e o oeste seco. Ao norte, a distância propriamente dita, mais do que o clima, representa o papel dominante. Como os climas são mais uniformes ao longo dos cinturões latitudinais mais ao norte, o fator mais importante pode ser que nem todas as espécies se moveram de volta para as regiões do norte que estavam cobertas pelo gelo durante os ciclos glaciais do Pleistoceno.

Outros índices da diversidade beta levam em consideração os dados de muitas comunidades locais. Por exemplo, à medida de Whittaker é a riqueza de espécie total regional (S_{total}) dividida pela riqueza de espécies média local ($\bar{\alpha}$), isto é, $\beta = S_{total}/\bar{\alpha}$. Como $\bar{\alpha}$ pode variar somente entre 1 e S_{total}, $\beta = 1$ quando todas as espécies ocorrem em todas as comunidades ($\bar{\alpha} = S_{total}$) e $\beta = S$ quando todas as comunidades têm uma única espécie.

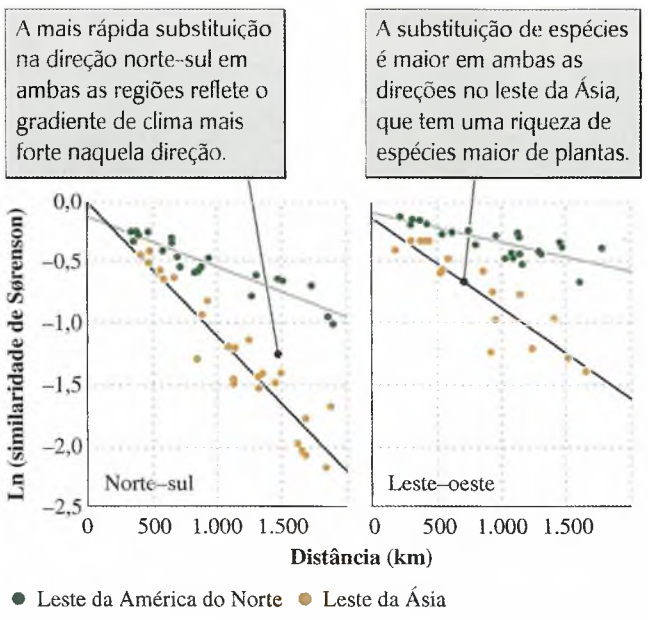


FIG. 20.12 A substituição de espécies com a distância é mostrada como um decréscimo do índice de similaridade de Sørensen. Aqui, o logaritmo da similaridade de Sørensen está plotado em função da distância entre as floras do nível estadual ou provincial no leste da Ásia e o leste da América do Norte. Segundo H. Qian et al., *Ecol. Lett.* 8:15–22 (2005).

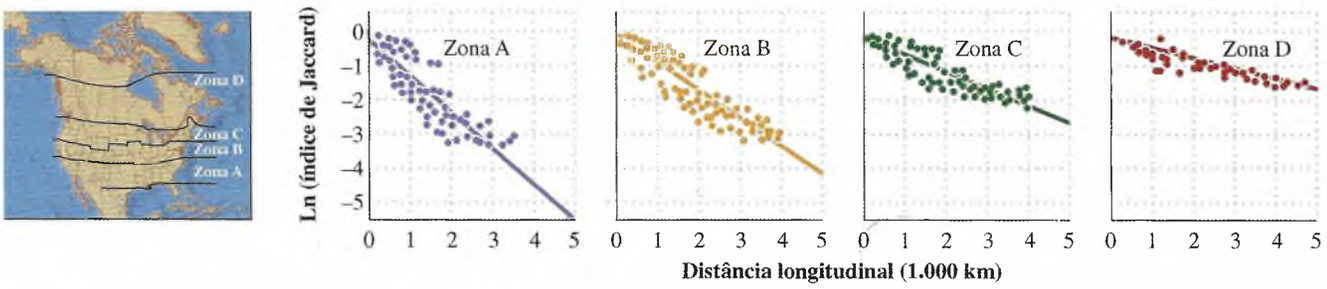


FIG. 20.13 A diversidade beta das plantas diminui do sul para o norte na América do Norte. A diminuição na similaridade de Jaccard entre as floras de macroescala em função da distância longitudinal é maior no sul do que no norte. Segundo H. Qian e R. E. Ricklefs, *Ecol. Lett.* 10:737–744 (2007).

Note que a medida de Whittaker, a diversidade regional, é igual à diversidade local × a diversidade beta ($\gamma = \bar{\alpha}\beta$).

As comunidades locais e o *pool* de espécies regional

As espécies que ocorrem numa região são denominadas de seu ***pool* de espécies**. Todos os membros do *pool* de espécies regional são membros potenciais de cada comunidade local. Contudo, nem todas aquelas espécies são encontradas em toda parte na região. Um conceito central da ecologia é que a associação em comunidades locais está restrita àquelas espécies que podem coexistir no mesmo *habitat*. Assim, cada comunidade local é um subconjunto do *pool* de espécies regional.

Quaisquer espécies presentes numa comunidade local devem ser capazes de tolerar as condições de seu ambiente e encontrar recursos adequados para sobrevivência e reprodução. Como vimos no Capítulo 10, o *nicho fundamental* de uma espécie é o conjunto de condições de recursos dentro do qual os indivíduos daquela espécie podem persistir. As interações com outras espécies, contudo, podem restringir a distribuição daquela espécie àquelas partes de seu nicho fundamental onde ela é mais bem-sucedida. Essa abrangência mais estreita de condições de recursos é denominada de *nicho percebido* da espécie.

A ocorrência de uma espécie numa comunidade local depende de tanto de suas adaptações quanto das condições de recursos locais, e de suas interações com os competidores, consumidores e patógenos. As espécies presentes num *pool* de espécies regional são assim classificadas em comunidades diferentes, com base em suas adaptações e interações. Este processo é denominado de **triagem de espécies** (*species sorting*).

O ecólogo Mark Bertness, da Universidade de Brown, e seus colegas descreveram um caso notável de triagem de espécie, observado na distribuição de mexilhões e algas-coralinas na costa rochosa da Patagônia, sul da Argentina. Em áreas expostas às ondas, as superfícies rochosas em todos os níveis da zona entremaré estão cobertas com o mexilhão *Perumytilus purpuratus*. Nos costões rochosos da vizinhança, em baías protegidas, as partes superiores da zona entremaré são nuas, o nível do meio é dominado por mexilhões e os inferiores cobertos com a alga-coralina *Corallina officinalis* (Fig. 20.14). Ambas as espécies

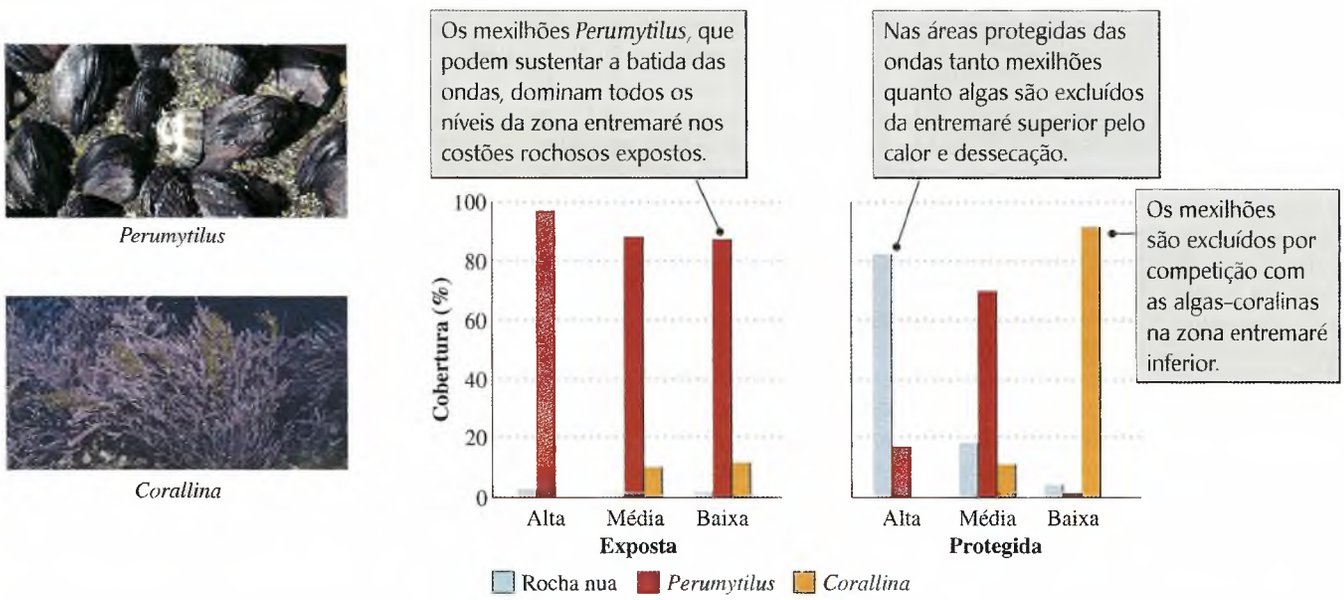


FIG. 20.14 A seleção de espécies nos costões rochosos da Patagônia depende principalmente de fatores físicos. Segundo M. D. Bertness et al., *Ecol. Monogr.* 76:439–460 (2006). Fotografias de Dr. Dirk Schories/Instituto de Biología Marina Universidad Austral de Chile (em cima) e Daniel W. Gotshall/Visual Unlimited (embaixo).

podem colonizar quaisquer destes níveis. As espécies são classificadas entre sítios expostos e protegidos por fatores físicos. As algas-coralinas não podem suportar a batida das ondas, mas os mexilhões secretam fortes filamentos que proporcionam uma aderência firme às rochas. Nas áreas protegidas, as superfícies de rocha se aquecem tanto na zona entremaré superior que nenhuma das espécies consegue sobreviver sem o constante borrifo das ondas; na parte inferior da zona entremaré, a alga-coralina sobrepuja os mexilhões e os exclui através de competição direta.

A triagem de espécies pode também ser demonstrada experimentalmente ao se colocarem juntas muitas espécies de um *pool* de espécies regional em diversos *habitats*. Ao longo do tempo, as interações das espécies causarão a eliminação de algumas espécies destas comunidades experimentais, embora quais espécies desaparecerão variará de *habitat* para *habitat*, dependendo das adaptações específicas das espécies às condições de recursos ambientais locais.

ECÓLOGOS EM CAMPO **A triagem de espécies em comunidades de alagados de plantas.** Evan Weiher e Paul Keddy, da Universidade de Ottawa, montaram um grande experimento para investigar os princípios da triagem de espécies. Trabalhando com plantas de alagados, eles semearam sementes de 20 espécies em 120 microcosmos de alagado que diferiram em relação à fertilidade do solo, profundidade da água, flutuação em água profunda, textura do solo e detritos de folhas orgânicas. Estas comunidades artificiais foram acompanhadas por 5 anos. Embora a biomassa total da vegetação crescesse ao longo do curso do experimento, o número de espécies em cada uma das comunidades diminuiu à medida que os competidores dominantes excluíram outras espécies. A diversidade em cada comunidade caiu de 15 espécies no início do experimento para uma média de 3 ou 5 espécies, dependendo da fertilidade do solo, no fim. Além disso, diversas comunidades distintas se desenvolveram sob diferentes condições ambientais, tal que a composição de espécies das comunidades diferiu.

Weiher e Keddy pensaram nas variáveis ambientais como filtros. Se uma espécie era incapaz de tolerar ou competir eficazmente sob um conjunto particular de condições ambientais, então ela não faria parte de comunidades com aquelas condições (Fig. 20.15). Uma das 20 espécies no *pool* de espécies original falhou em germinar sob quaisquer das combinações de condições no microcosmo experimental, e 5 outras foram incapazes de persistir sob quaisquer daquelas combinações. Os filtros ambientais mais importantes classificando as 14 espécies remanescentes eram alto *versus* baixo nível de água e alta *versus* baixa fertilidade de

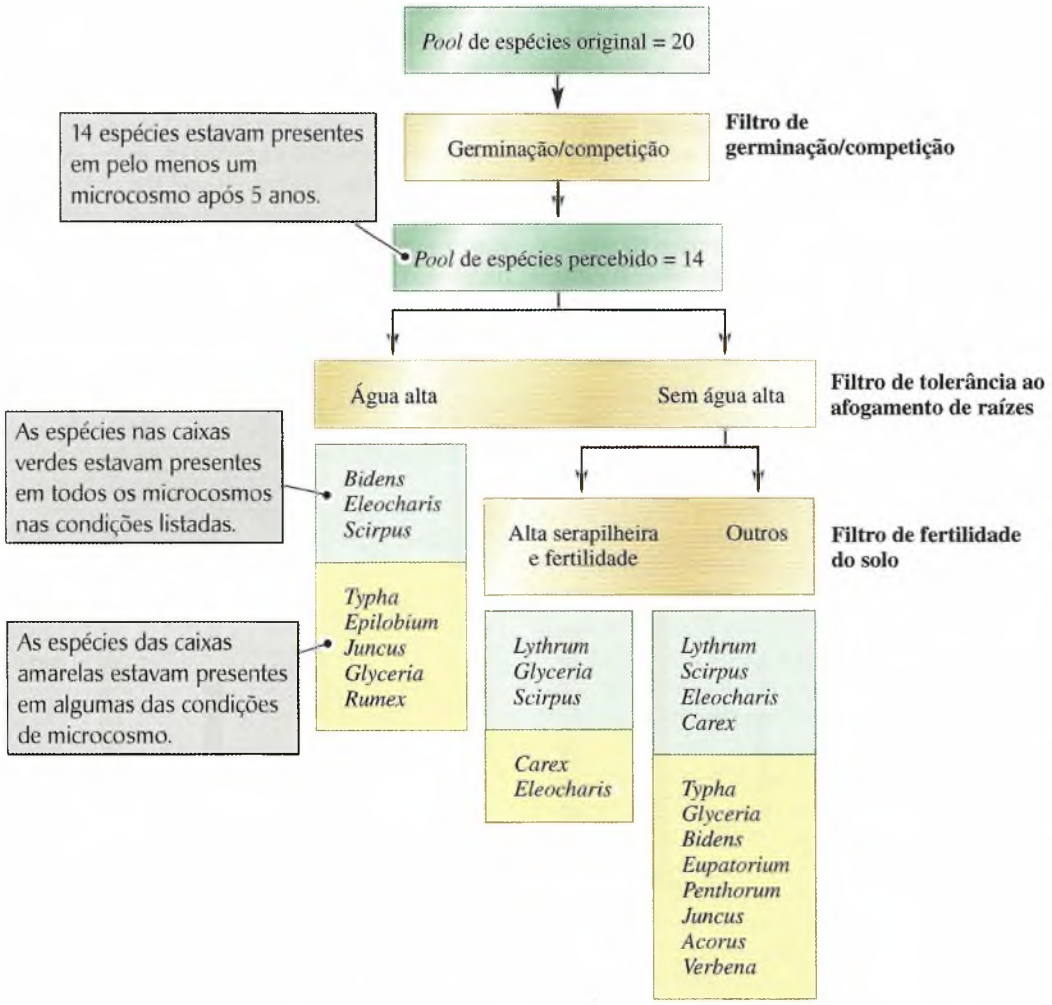


FIG. 20.15 Os filtros ambientais contribuem para a seleção de espécies. Certas condições ambientais numa comunidade local eliminam as espécies que não conseguem tolerar ou competir sob aquelas condições. Segundo E. Weiher e P. A. Keddy, *Oikos* 73:323–335 (1995).

solo. O experimento claramente demonstrou a triagem de espécies de um *pool* regional em relação às condições daquele *habitat* específico das comunidades locais.

Experimentos semelhantes de longo prazo em pradarias, com gramíneas e euforbiáceas, foram executados por David Tilman e seus colegas na Universidade de Minnesota. Como no experimento de Weiher e Keddy, as espécies de plantas foram classificadas com respeito aos níveis de nutrientes do solo, mas os pesquisadores mostraram que o número de espécies que coexistiu em comunidades experimentais locais também dependeu do número de espécies semeadas nas áreas. Isto demonstrou que a diversidade local também reflete o tamanho do *pool* de espécies regional.

As interações de espécies e a liberação ecológica

Como acabamos de ver, as interações competitivas entre as espécies representam um grande papel na triagem de espécies. Assim, para um dado conjunto de *habitats*, a triagem de espécies poderia ser maior onde o *pool* regional contém a maioria das espécies. Nesta situação, cada espécie deve ser capaz de se manter somente num intervalo estreito de *habitats* — aqueles aos quais ela está adaptada melhor — e a diversidade beta deveria ser alta.

Esta relação tem sido documentada em estudos comparando regiões continentais vizinhas e ilhas. Nestes estudos, pode-se comparar a riqueza de espécies entre as regiões com um clima e conjunto de *habitats* semelhantes, mas diferentes graus de isolamento geográfico. As ilhas normalmente têm menos espécies do que áreas continentais equivalentes, mas as espécies insulares normalmente atingem densidades maiores do que suas contrapartes continentais. Além disso, elas se expandem para *habitats* que seriam preenchidos por outras espécies no continente. Coletivamente, estes fenômenos são denominados de **liberação ecológica**.

A liberação ecológica pode ser vista em levantamentos de comunidades de aves na mesma abrangência de condições de *habitat* em duas regiões continentais e cinco ilhas de vários tamanhos dentro da bacia do Caribe. Estes levantamentos mostram que onde ocorrem menos espécies, cada uma tem maior probabilidade de ser mais abundante e de viver em mais *habitats* (Fig. 20.16). Assim, à medida que o tamanho do *pool* de espécies regional diminui, o nicho percebido de cada espécie se torna maior. Como o intervalo de *habitats* é o mesmo em cada uma das regiões, as diferenças entre as regiões na abundância média de espécies e no número de *habitats* ocupados por cada espécie podem ser atribuídas às interações locais entre as espécies dentro do *pool* de cada região.

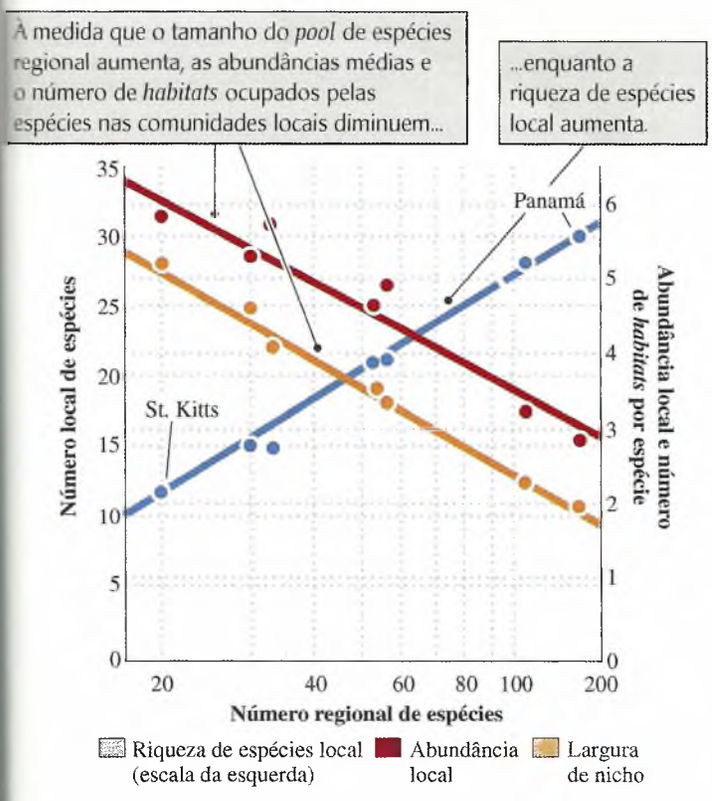


FIG. 20.16 As populações nas regiões com menos espécies apresentam liberação ecológica. A riqueza de espécies das comunidades de aves foi levantada em sete regiões na bacia do Caribe com *pools* de espécies de diferentes tamanhos, variando do Panamá, uma região grande com um *pool* de espécies relativamente grande, até St. Kitts, uma pequena e isolada ilha com um pequeno *pool* de espécies. Segundo G. W. Cox e R. E. Ricklefs, *Oikos* 29:60–66 (1977); J. M. Wunderle, *Wilson Bull.* 97:356–365 (1985).

A diversidade pode ser compreendida em termos de relações de nicho

O nicho fundamental representa o intervalo de condições ambientais, estruturas de *habitats* e qualidade de recursos dentro das quais um indivíduo ou espécie pode sobreviver e reproduzir. Assim, por exemplo, as fronteiras do nicho de uma determinada espécie poderiam se estender entre as temperaturas de 10°C e 30°C, tamanhos de presa de 4 e 12 mm, poleiros em galhos com diâmetro entre 5 e 20 mm, ou níveis de luz do dia entre 10 e 50 W/m^2. Naturalmente, o nicho de quaisquer espécies incluiria muito mais variáveis do que estas, e os ecólogos normalmente citam a natureza multidimensional do nicho para reconhecer a complexidade das relações espécies–ambiente.

O grau no qual os nichos de duas espécies se sobrepõem determina quão fortemente essas espécies poderiam competir. Assim, as relações de nicho das espécies proporcionam uma medida informativa da estrutura da comunidade. Cada comunidade biológica pode ser pensada como tendo um espaço de nicho total dentro do qual suas espécies–membro devem se ajustar. Assim, as comunidades com diferentes números de espécies podem diferir somente em relação a três fatores: espaço de nicho da comunidade total, sobreposição de nicho entre espécies e largura do nicho (grau de especialização) da espécie individual. A variação na riqueza de espécies entre as comunidades locais pode representar as diferenças em seu espaço de nicho total. Contudo, num determinado lugar, com um volume fixo de espaço de nicho total, somente se pode adicionar espécies à comunidade aumentando a sobreposição de nicho (compartilhamento de espaço de nicho) ou pela diminuição da largura do nicho (particionando o espaço de nicho total mais finamente).

Competição, diversidade e o nicho

Como vimos no Capítulo 16, uma competição intensa leva à exclusão de uma espécie da comunidade. Consequentemente, muitos ecólogos questionam se uma riqueza de espécies maior está associada a uma competição mais fraca entre as espécies. Há

vários mecanismos que poderiam aumentar a riqueza de espécies nas comunidades pela redução da competição interespecífica. Essencialmente, os competidores teriam que evitar a competição através de especialização ecológica ou serem limitados pelos predadores mais do que pelos recursos.

A maioria dos ecólogos concorda que a alta riqueza de espécies nos trópicos resulta pelo menos em parte da presença de uma variedade maior de recursos ecológicos. Por exemplo, o número de espécies de aves aumenta nas latitudes mais baixas, em parte porque há mais espécies frugívoras, nectívoras e insetívoras que caçam procurando por presas enquanto paradas em poleiros. Estes comportamentos de alimentação são incomuns entre aves das regiões temperadas, porque os recursos adequados são menores lá. Entre os mamíferos, os trópicos são principalmente ricos em espécies por causa das muitas espécies de morcegos nas comunidades tropicais, que podem se alimentar de frutas, néctar e insetos noturnos. Mamíferos não voadores não são mais diversos no equador do que nas regiões temperadas. Da mesma forma, os insetos herbívoros têm se diversificado para tirar vantagem da imensa variedade de plantas nos trópicos. As epífitas e as lianas (vinhedos lenhosos), geralmente ausentes das florestas nas latitudes mais altas por causa das temperaturas congelantes de inverno, aumentam a diversidade de plantas tropicais.

A diversidade de espécies e a diversidade de nicho

A riqueza de espécies é geralmente acompanhada da diversidade funcional, ou de nicho, da espécie numa comunidade. Uma forma de avaliar a diversidade de nicho é usar a morfologia como indicador do papel ecológico — isto é, assumir que as diferenças na morfologia entre as espécies relacionadas revelam formas diferentes de vida. Por exemplo, o tamanho das presas capturadas varia em relação ao tamanho do corpo dos consumidores, e formas diferentes de apêndices podem estar relacionadas a diferentes métodos de locomoção para caça e fuga dos predadores. As análises morfológicas das comunidades têm consistentemente revelado que o número de espécies agrupadas numa certa quantidade de espaços de nichos morfologicamente definidos é relativamente constante — em outras palavras, a largura de nicho médio permanece a mesma nas comunidades com números diferentes de espécies. Portanto, à medida que a diversidade de espécies aumenta, assim também o faz a diversidade de nicho. Esta descoberta sugere que comunidades mais diversas têm uma variedade maior de recursos ecológicos (mais espaço de nicho).

Para ilustrar este princípio, vamos comparar as comunidades de morcegos nas localidades temperadas e tropicais. Um espaço morfologicamente definido por dois eixos representa muito das propriedades ecológicas importantes dos morcegos. O primeiro eixo — a razão do comprimento da orelha para o do braço posterior — é uma medida do tamanho da orelha em relação ao tamanho do corpo. Esta razão está relacionada com o sistema de sonar do morcego e assim com o tipo de presa que ele localiza. O segundo eixo — a razão dos comprimentos do terceiro e quinto dígitos dos ossos da mão na asa — descreve se a asa é longa e fina ou curta e larga. Portanto, este eixo determina como o morcego voa, e assim os tipos de presa que pode perseguir e os *habitats* dentro dos quais pode capturar presas de forma eficiente.

Para visualizar as relações de nicho entre as espécies de morcego, plotamos cada uma nas comunidades num gráfico, cujos eixos são essas duas razões morfológicas (Fig. 20.17). Na comunidade menos diversa de Ontário, no sul do Canadá, todas as espécies de morcegos são pequenos insetívoros com uma morfologia semelhante. Os morcegos da comunidade morfologicamente mais diversa de Camarões, no oeste tropical da África, exploram uma variedade muito maior de recursos ecológicos. Além das pequenas espécies insetívoras, lá também há espécies frutívoras, nectívoras, piscívoras e morcegos predadores grandes, para citar uns poucos exemplos.

Um outro exemplo de relação entre a diversidade de espécies e a diversidade de nichos vem das comunidades de peixes de água doce. Em córregos e rios, o número de espécies na maioria dos grupos taxonômicos aumenta da cabeceira para a desembocadura. Presume-se que, à medida que um córrego aumenta de

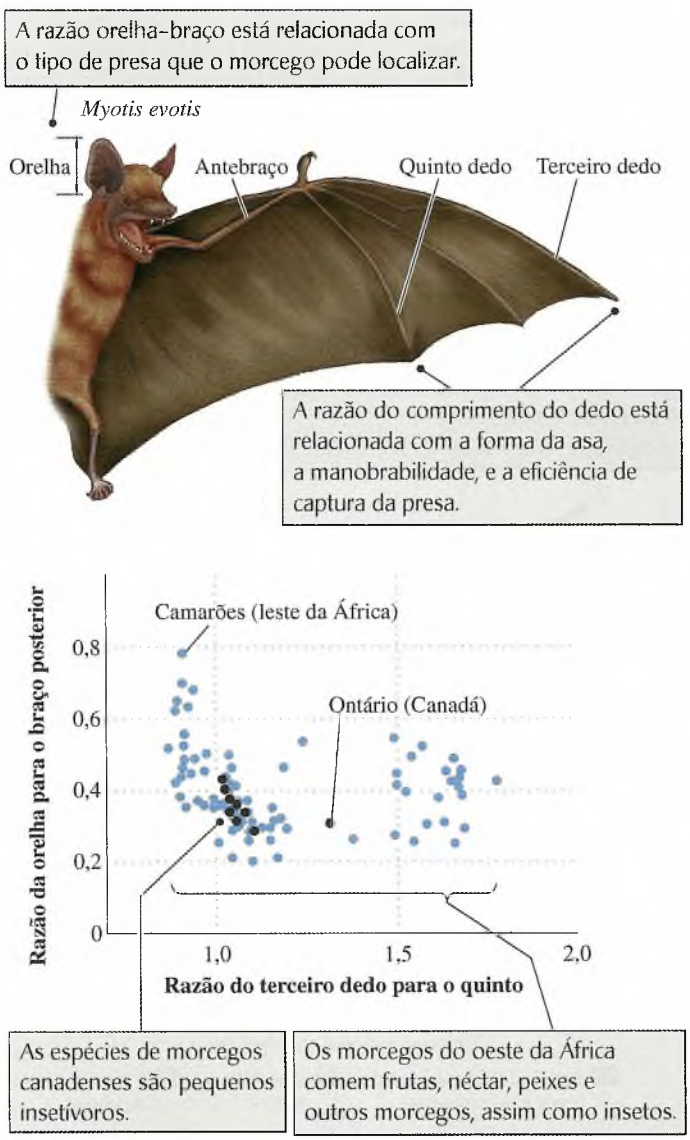


FIG. 20.17 A fauna de morcegos tropical ocupa um espaço de nicho mais morfologicamente definido do que a fauna de morcegos temperada. A relação de nichos entre as espécies em cada uma das duas faunas de morcegos, uma do sudeste de Ontario, Canadá, e a outra de Camarões, oeste da África, é visualizada pela plotagem de suas distribuições no espaço morfológico. Segundo M. B. Fenton, *Can. J. Zool.* 50:287–296 (1972).

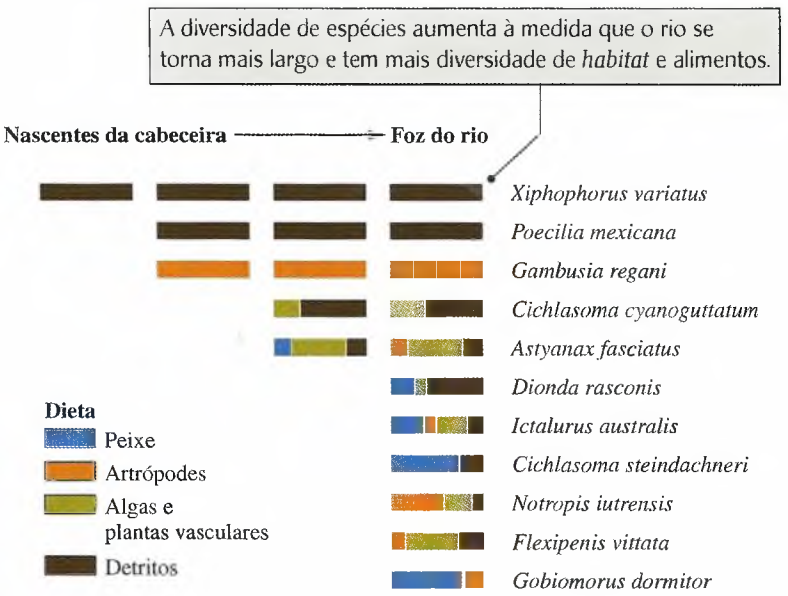


FIG. 20.18 Os peixes apresentam papéis mais ecológicos em comunidades mais diversas. Os peixes foram amostrados em quatro localidades na bacia do Rio Tamesi, leste central do México, de uma nascente até a comunidade de baixo na foz do rio. Segundo R. M. Darnell, *Am. Zool.* 10:9–15 (1970).

tamanho, oferece uma variedade maior de oportunidades ecológicas, recursos mais abundantes e condições físicas mais estáveis, e portanto mais confiáveis. As comunidades locais refletem essas mudanças. Por exemplo, descobriu-se que uma nascente na bacia do Rio Tamesi, no leste central do México, sustenta somente uma espécie de peixe, um detritívoro chamado plati (*Xiphophorus*) (Fig. 20.18). Um pouco mais abaixo, duas outras espécies são adicionadas à comunidade: um detritívoro do gênero do barrigudinho (*Poecilia*), que prefere águas ligeiramente mais profundas, e o peixe-mosquito (*Gambusia*), que come em sua maior parte larvas de insetos e pequenos crustáceos. Ainda mais abaixo, comunidades de peixes incluem carnívoros adicionais — entre eles, piscívoros — e outro peixe que se alimenta principalmente de algas filamentosas e plantas vasculares. As comunidades corrente abaixo têm todas as espécies encontradas nas comunidades de cima e mais aquelas adicionais, restritas aos lugares de baixo. Assim, a diversidade de espécies aumenta à medida que o córrego se torna mais largo, e apresenta mais tipos de *habitats* e uma variedade e abundância maiores de itens alimentares.

As teorias de equilíbrio de diversidade equilibram os fatores que adicionam e que removem espécies

Um levantamento dos padrões de diversidade sugere diversas conclusões gerais. Numa escala global, a riqueza de espécies aumenta dramaticamente das altas latitudes em direção ao equador. Nos cinturões latitudinais, a diversidade parece estar correlacionada com a temperatura, a produtividade do ecossistema, a heterogeneidade topográfica numa região e a complexidade estrutural dos *habitats* locais. As ilhas isoladas apresentam um empobrecimento de espécies. Por toda parte, uma diversidade mais alta está associada com uma variedade ecológica maior.

Como explicamos estes padrões de diversidade? A fonte em última instância da diversidade é a especiação: a produção de novas espécies pela divisão de linhagens em evolução. Discutiremos os mecanismos pelos quais novas espécies aparecem no Capítulo 21. As espécies também desaparecem; de fato, a maioria das espécies que já existiram estão extintas. As mudanças nas diversidades nas regiões através do tempo refletem o equilíbrio entre especiação e extinção. Se novas espécies são produzidas mais rápido do que as antigas desaparecem, a diversidade deve tender a aumentar até que um evento de extinção maciço ocorra. Por outro lado, a diversidade deveria atingir um estado de equilíbrio num ponto no qual a especiação e a extinção se equilibrassem perfeitamente.

A maioria dos mecanismos de especiação exige áreas grandes, e assim qualquer equilíbrio especiação–extinção teria que ser explicado, pelo menos em parte, por processos regionais; as comunidades locais refletiriam somente a seleção do *pool* de espécie regional. As diferenças na diversidade entre regiões poderiam surgir como uma consequência das diferenças nas taxas de especiação, extinção ou ambas. Portanto, compreender estes processos de macroescala é essencial para compreender os padrões de diversidade de espécies na escala global. Exploraremos estes processos em mais detalhes no próximo capítulo. Aqui, nos voltaremos para a ideia geral de um estado estacionário de riqueza de espécies, ilustrado, em particular, por padrões de diversidade em ilhas oceânicas.

Os modelos de estado estacionário, ou equilíbrio, da riqueza de espécies local se assemelham aos modelos de regulação do tamanho da população dependentes da densidade, discutidos no Capítulo 11. Os nascimentos são análogos à formação de novas espécies ou colonização por espécies de fora; as mortes são análogas às extinções locais de espécies. Da mesma forma, cada comunidade tem um número de espécies de estado estacionário, assim como um *habitat* tem uma capacidade de suporte para uma determinada espécie. Os ecólogos são atraídos a esta visão porque ela ajuda a explicar o que se sabe sobre a diversidade de espécies nos *habitats* locais. Ela também coloca, pelo menos em parte, o problema da diversidade de espécies dentro do domínio da ecologia: os processos atuais que operam em pequenas áreas.

A riqueza de espécies em ilhas

Durante a década de 1960, Robert MacArthur, então na Universidade da Pensilvânia, e E. O. Wilson, na Universidade de

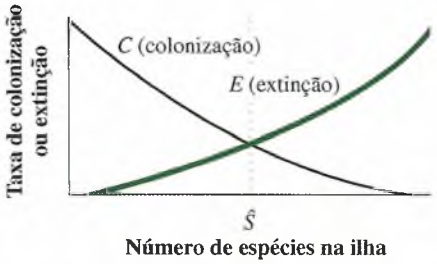


FIG. 20.19 A teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas equilibra a imigração e a extinção. O número de espécies de estado estacionário ($\hat{S}$) em uma ilha é determinado pela interseção das curvas de colonização (*C*) e de extinção (*E*). Segundo R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *Evolution* 17:373–387 (1963); R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1967).

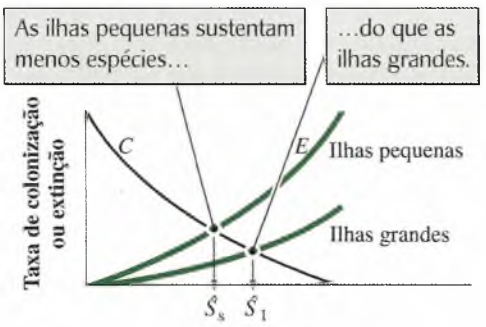


FIG. 20.20 As ilhas menores sustentam menos espécies por causa das taxas de extinção mais altas. $\hat{S}_s$ = número de equilíbrio das espécies em pequenas ilhas; $\hat{S}_l$ = número de equilíbrio de espécies nas ilhas grandes.

Harvard, desenvolveram sua famosa **teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas**, que estabelece que o número de espécies numa ilha equilibra os processos regionais que governam a imigração contra os processos locais que governam a extinção. Esta teoria pode ser ilustrada como um modelo simples.

Considere uma pequena ilha ao largo da costa. Ela é muito pequena para que novas espécies se formem localmente, e assim o número de espécies na ilha pode aumentar somente pela imigração de outras ilhas ou de uma massa continental próxima. A biota da área continental mais próxima constitui o *pool* de espécies de colonizadores potenciais. À medida que o número de espécies na ilha aumenta através da colonização, a taxa de imigração de novas espécies diminui, porque à medida que mais espécies do *pool* continental de colonizadores potenciais se estabelece na ilha, menos indivíduos colonizadores pertencem a novas espécies. Quando todas as espécies do continente ocorrem na ilha, a taxa de imigração de novas espécies deve ser zero. As espécies também se extinguem na ilha, e a taxa de extinção aumenta com o número de espécies em risco. Assim, a taxa de colonização diminui, e a taxa de extinção aumenta, em função do número de espécies na ilha. O número de espécies no qual as curvas de imigração e extinção se cruzam representa um estado estacionário (Fig. 20.19).

É improvável que as taxas de imigração e extinção sejam estritamente proporcionais ao número de colonizadores potenciais e ao de espécies estabelecidas na ilha. Algumas espécies indubitavelmente colonizam mais facilmente do que outras, e elas atingem a ilha primeiro. As espécies remanescentes no *pool* de colonizadores potenciais têm uma probabilidade mais baixa de atingir a ilha e se estabelecerem, tal que a taxa de imigração inicialmente diminui mais rapidamente com o aumento da diversidade na ilha do que ela o faria se todas as espécies continentais tivessem um potencial de colonização igual. Dessa forma, a taxa de migração deve seguir uma curva. Além do mais, à medida que o número de espécies na ilha aumenta, a competição entre as espécies aumenta a probabilidade de extinção pela redução da abundância de determinadas espécies (veja a Fig. 20.16); dessa forma, a curva de extinção deve subir sempre mais rapidamente à medida que a diversidade aumenta.

Se populações menores têm uma probabilidade maior de extinção, então as curvas de extinção deveriam ser mais altas para ilhas pequenas do que para as grandes, e as pequenas deveriam sustentar menos espécies num estado estacionário do que as grandes (Fig. 20.20). Além disso, se a taxa de imigração para as ilhas diminui com o aumento da distância das fontes continentais de colonizadores, então as ilhas distantes deveriam receber menos imigrantes do que as mais próximas e portanto sustentar menos espécies (Fig. 20.21).

Para avaliar um tutorial interativo sobre biogeografia de ilhas e a dinâmica da diversidade de espécies, vá para http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

A teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas descreve um estado estacionário dinâmico e resiliente. Portanto, se algum desastre exterminar uma parte da biota da ilha — ou toda ela, como no caso de Cracatoa (veja o Capítulo 19) — novos colonizadores restaurarão, ao longo do tempo, a diversidade ao seu estado de equilíbrio pré-perturbação. Esta previsão foi testada por Daniel Simberloff, na época em que ele era um estudante de pós-graduação na Universidade de Harvard e atualmente na Universidade do Tennessee, junto com seu orientador, E. O. Wilson. Após contar primeiro as espécies de artrópodes presentes em cada uma das pequenas ilhas de manguezais na baía da Flórida, Simberloff removeu toda a fauna de artrópodes pela fumigação das ilhas com metilbrometo (esta foi uma grande realização, conseguida pela montagem de andaimes metálicos, cobertos com um plástico, por sobre árvores de mangue-vermelho inteiras). As ilhas eram então reamostradas a intervalos regulares durante um ano (Fig. 20.22).

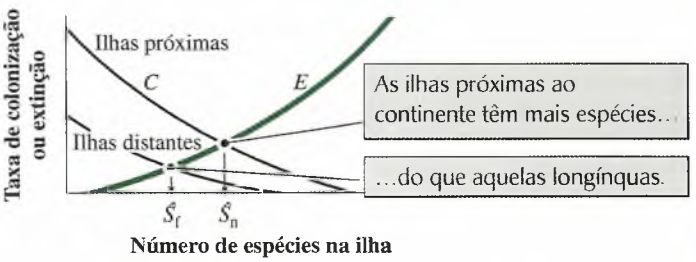


FIG. 20.21 As ilhas próximas ao continente sustentam mais espécies por causa das altas taxas de imigração. $\hat{S}_f$ = número de equilíbrio de espécies nas ilhas distantes. $\hat{S}_n$ = número de equilíbrio de espécies nas ilhas próximas.

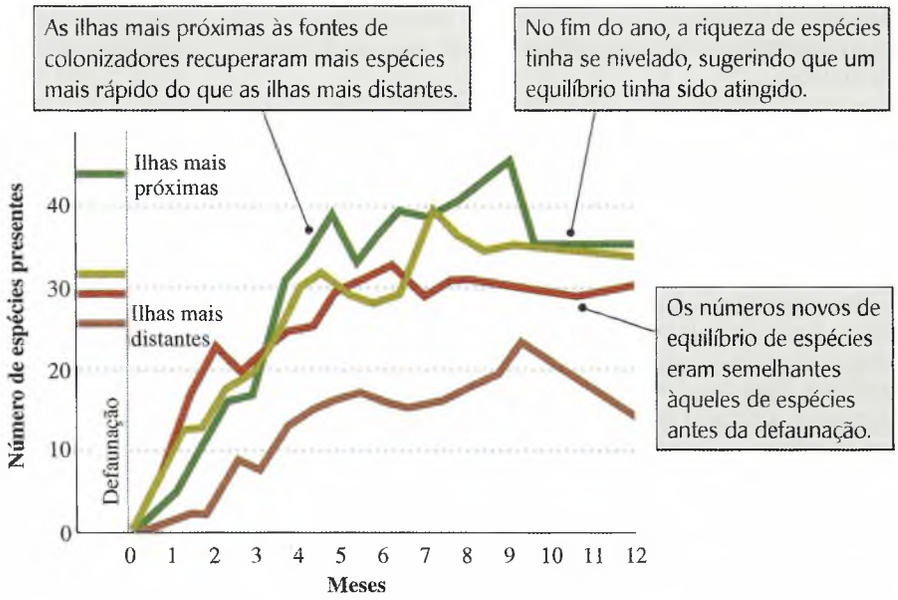


FIG. 20.22 Os padrões de recolonização em quatro ilhas pequenas sustentam a teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas. Toda a fauna de artrópodes de quatro pequenas ilhas de manguezal em Florida Keys foi exterminada por fumigação de metilbrometo. Os números de espécies presentes antes da defaunação estão indicados à esquerda. Segundo D. S. Simberloff e E. O. Wilson, *Ecology* 50:278–296 (1970).

Como previsto, a riqueza de espécies de artrópodes aumentou mais rapidamente nas ilhas mais próximas às fontes de colonizadores do que nas distantes. O número de espécies tanto nas ilhas próximas quanto nas distantes começou a se estabilizar antes do fim do experimento, indicando que um estado estacionário tinha sido atingido em cada caso. Além disso, como previsto, os novos números de equilíbrio de espécies eram semelhantes aos presentes nas ilhas antes da defaunação. Este resultado sustenta a teoria de equilíbrio e sugere que os processos ecológicos, em oposição aos processos evolutivos de longo prazo, poderiam explicar padrões de variação na riqueza de espécies local.

Teoria de equilíbrio em comunidades continentais

A visão de equilíbrio da diversidade também se aplica às grandes ilhas e aos continentes. A diferença principal entre pequenas ilhas e grandes ilhas "continentais" é que novas espécies podem se formar em grandes ilhas, em adição àquelas que chegam de fora por imigração. Como novas espécies podem se formar lá, as ilhas maiores têm maior riqueza de espécies do que seria esperado apenas pelas taxas de colonização. Podemos ver este efeito de formação de espécies nas diversidades dos lagartos *Anolis* nas ilhas das West Indies. Entre as pequenas ilhas, o aumento na riqueza de espécies com a área reflete a mudança no equilíbrio colonização–extinção. Contudo, as ilhas acima de 1.000 km² em área (Puerto Rico, Jamaica, Hispaniola e Cuba) são grandes o bastante para que novas espécies se formem, e a inclinação da função espécie–área aumenta abruptamente de $z = 0{,}06$ para $z = 0{,}76$ para aquele tamanho de ilha. As ilhas maiores — continentes, essencialmente — como Madagascar, Nova Guiné e Austrália têm sustentado radiações evolutivas em muitas linhagens de plantas e animais endêmicos.

Uma riqueza de espécies maior leva a taxas maiores de extinção ou de formação de espécies? Não há uma resposta simples para esta questão. As curvas que relacionam as taxas de especiação e extinção para a diversidade em regiões grandes deveriam se parecer com aquelas da Fig. 20.23. Depende de diversos fatores para a probabilidade de extinção por espécie aumentar ou diminuir em números de espécies mais altos. Um número crescente de espécies poderia encorajar a taxa de extinção a crescer se a exclusão competitiva aumentasse com a riqueza de espécies, enquanto a taxa de extinção poderia diminuir se as relações mutualistas e vias alternativas de fluxo de energia amortecessem os processos que levam à extinção. A taxa de especiação deveria se nivelar, uma vez que a maioria das oportunidades para uma diversificação adicional tivesse tirado vantagem de algumas espécies, enquanto poderia aumentar se a diversificação levasse a uma maior especialização e maior probabilidade de isolamento reprodutivo de subpopulações, levando por fim à formação de novas espécies separadas.

A despeito da forma específica de imigração, especiação e curvas de extinção, muitos modelos biologicamente razoáveis podem definir um nível de equilíbrio de diversidade. Em todo caso, taxas aumentadas de especiação, reduzidas de extinção ou ambas levam a uma maior riqueza de espécies no ponto de equilíbrio. Uma vez que este princípio seja compreendido, o desafio

FIG. 20.23 A teoria de equilíbrio pode ser aplicada em regiões continentais. Num continente, novas espécies são adicionadas ao *pool* regional por processos evolutivos de especiação assim como por imigração de fora. Segundo R. H. MacArthur, *Biol. J. Linn. Soc.* 1:19–30 (1969).

é identificar os fatores responsáveis pela variação nas taxas de aparecimento e desaparecimento de espécies nas diferentes localidades.

As explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nos trópicos se focalizam na dinâmica da floresta

Como o número de espécies de animais pode estar relacionado com a diversidade de seus recursos vegetais, explicar os padrões globais de diversidade de plantas impõe um desafio maior aos ecólogos. Este desafio é particularmente evidente quando consideramos que todas as plantas competem pelos mesmos recursos essenciais — luz, nutrientes do solo e água — e assim suas oportunidades para particionar o espaço de nicho podem ser bastante limitadas. Uma forma de olhar para a questão da diversidade de espécies de plantas é sintetizá-la numa pergunta simples: "Por que há tantos tipos diferentes de árvores nos trópicos?"

Há diversos mecanismos plausíveis que poderiam levar à alta riqueza de espécies de árvores numa região:

1. A heterogeneidade ambiental proporciona às espécies coexistir porque elas podem se especializar em diferentes partes do espaço de nicho.
2. As perturbações, tais como queda de árvores, são fontes importantes de heterogeneidade ambiental nas florestas.
3. Os herbívoros e os patógenos atacam mais as espécies comuns do que as raras, e a vantagem resultante para as espécies raras proporciona que muitas espécies possam coexistir.
4. Como as espécies de árvores estão intimamente combinadas ecologicamente, a exclusão competitiva leva um tempo longo, e assim as espécies adicionadas a uma comunidade provavelmente permanecerão lá.

Cada um destes possíveis mecanismos é um exemplo de interações locais. Os processos regionais de formação de espécies em extinção também influenciam os padrões globais de riqueza de espécies influenciando os *pools* de espécies regionais dos quais as comunidades locais são retiradas. Contudo, vamos deslocar a consideração destes processos para o próximo capítulo, que lida com a história e a biogeografia.

Heterogeneidade ambiental

Muitos ecólogos têm questionado se o número de espécies de árvores varia em proporção à heterogeneidade do ambiente. Todas as espécies de árvores, seja tropical ou extratropical em distribuição, são especializadas em relação ao solo e clima. Algumas espécies florescem em solos ou encostas bem drenadas, enquanto outras atingem suas abundâncias mais altas em solos úmidos nas terras baixas. As espécies de árvores também substituem uma às outras ao longo dos gradientes ambientais. Poderia uma variação maior num ambiente físico nos trópicos ser responsável pela diversidade dez vezes maior (ou mais) de árvores nos trópicos do que nas florestas temperadas? Parece improvável, a menos que as árvores reconheçam diferenças de *habitats* muito mais finas nos trópicos do que o fazem nas regiões temperadas, especialmente considerando-se que as regiões temperadas contêm uma heterogeneidade maior em alguns fatores climáticos. Por exemplo, a variação sazonal na temperatura e as diferenças entre as encostas de face norte e face sul são mais marcantes nas regiões temperadas. Assim, embora muitas árvores tropicais sejam especializadas para seus *habitats* ou *micro-habitats*, este fator provavelmente não explica o gradiente latitudinal na diversidade de espécies.

A perturbação e a dinâmica de clareira

Diversos ecólogos, particularmente Joseph Connell da Universidade da Califórnia em Santa Bárbara, relacionaram a alta riqueza de espécies das florestas pluviais tropicais com a diversidade de *habitats* criada pela perturbação. Nós já tocamos no papel da perturbação no Capítulo 19: a perturbação das comunidades por condições físicas, predadores ou outros fatores abre espaço para colonização e inicia um ciclo de sucessão por espécies adaptadas para a colonização de sítios perturbados. Com um nível moderado de perturbação, uma comunidade se torna um mosaico de fragmentos de *habitats* em diferentes estágios de sucessão; juntos, estes fragmentos contêm a diversidade completa de espécies características de uma sere. Esta ideia é conhecida como a **hipótese de perturbação intermediária**.

Para a hipótese de perturbação intermediária ser responsável satisfatoriamente pelas diferenças na riqueza de espécies entre as regiões, especialmente na magnitude das diferenças latitudinais na diversidade de espécies de árvore, teria que haver diferenças latitudinais comparáveis nos níveis de perturbação. A perturbação consequente mais frequente em florestas é a morte de uma árvore, que abre espaço para a colonização de novos indivíduos. Contudo, as taxas de mortalidade de árvores de floresta não diferem apreciavelmente entre as áreas temperadas e tropicais; cerca de 0,5–2% dos indivíduos que formam o dossel morrem a cada ano em ambas as regiões. Nem é provável que perturbações maiores, como tempestades e incêndios, sejam mais frequentes nos trópicos.

Embora as perturbações possam ser igualmente frequentes nas regiões tropicais e temperadas, seus efeitos podem variar com a latitude. Os trópicos sofrem mais precipitação, os solos têm menos matéria orgânica, e o sol atinge mais de cima por grande parte do dia. Estes fatores criam diferenças maiores entre as clareiras de florestas e o resto do ambiente e aparentemente deveriam proporcionar mais oportunidades para a especialização de *habitats* nos trópicos.

Muitas espécies, tanto nas florestas tropicais quanto temperadas, são especialistas em clareiras, cuja persistência depende da formação ocasional de novas clareiras no dossel da floresta. Nos trópicos, muitas destas especialistas de clareiras são lianas, que contribuem com um caráter especial para estrutura das florestas tropicais. Contudo, somente cerca de metade das espécies de árvores nas florestas tropicais dependem de clareiras para regeneração. Portanto, embora a formação de clareiras contribua para a diversidade de qualquer floresta, é questionável que perturbações deste tipo possam explicar a diferença de dez vezes na diversidade de espécies de árvores entre as duas regiões.

Steve Hubbell, da Universidade da Califórnia em Los Angeles, e seus colegas do Instituto de Pesquisa Tropical Smithsoniano têm estudado o recrutamento de plântulas de árvores em clareiras na floresta pluvial tropical na Ilha de Barro Colorado, no Panamá, por mais de 25 anos. Dentro de sua área de estudo de 50 ha as diferenças no tamanho e na frequência de formação de clareiras não explicam a variação na riqueza de espécies de árvores. O número de espécies representadas como plântulas foi o mesmo nas clareiras e nos sítios de controle fora das clareiras. Além disso, as clareiras foram colonizadas por espécies tolerantes à sombra bem como pelas dependentes de clareira.

Estas descobertas levaram Hubbell a sugerir que, mesmo que as espécies de árvores possam ser especializadas para diferentes tipos de sítios de germinação, quais espécies efetivamente invadem uma clareira depende mais de caprichos do recrutamento do que das condições ambientais na clareira. Analogamente, a competição por sítios de germinação é reduzida simplesmente porque nem todas as espécies atingem os sítios de germinação nos quais poderiam competir com eficiência. Em consequência, mais espécies podem coexistir na região porque as áreas de clareira nem todas contêm o mesmo conjunto de espécies. Contudo, tal limitação de recrutamento é parcialmente uma *consequência*, mais do que uma *causa*, da alta diversidade de espécies e baixa abundância média de espécies nas florestas tropicais. Assim, a limitação de recrutamento pode não explicar por que as florestas tropicais se tornam tão diversas, mas sugere que a exclusão competitiva diminui à medida que a diversidade aumenta. Em outras palavras, a biodiversidade pode ser autoaceleradora a este respeito.

Uma das formas pelas quais as espécies de árvores diferem é em suas taxas de crescimento. As espécies pioneiras crescem rapidamente, mas muitas exigem ambientes de alta luminosidade das clareiras para se estabelecerem. Outras crescem lentamente, mas podem germinar sob a sombra do dossel da floresta. Esta abrangência de história de vida se estende desde as espécies que se dispersam bem para colonizar clareiras de florestas isoladas, crescem rapidamente e morrem jovens, até as espécies que se estabelecem menos frequentemente, mas persistem por longos períodos no dossel da floresta. Se a riqueza de espécies reflete esta diversidade de nicho, então esperaríamos uma correlação entre a riqueza de espécies e a variação entre as espécies nestes atributos de história de vida. Quando Richard Condit e seus colegas associados com o Center for Tropical Forest Science (Centro para Ciência da Floresta Tropical) aplicaram este teste aos dados de dez áreas nos trópicos, descobriram uma tendência oposta: as espécies nas florestas mais diversas apresentam menos variação no crescimento e taxas de sobrevivência. A esse respeito, uma riqueza maior de espécies foi associada com histórias de vida mais parecidas.

Os herbívoros e a pressão dos patógenos

Quando os consumidores reduzem as populações de recurso abaixo de suas capacidades de suporte, eles podem reduzir a competição e promover a coexistência de muitas espécies de recurso. Mais ainda, quando os consumidores se alimentam seletivamente dos competidores superiores, que são frequentemente mais abundantes, as espécies competitivamente inferiores podem persistir numa comunidade. Vimos um exemplo deste efeito no Capítulo 16 no caso das estrelas-do-mar predadoras, que reduzem as populações de mexilhões no costão rochoso de Washington, dessa forma permitindo a persistência de invertebrados marinhos menos competitivos.

Da época de Darwin até hoje, os naturalistas acreditam que tanto a herbivoria seletiva quanto a não seletiva podem influenciar a diversidade das espécies de plantas. Daniel Janzen, da Universidade da Pensilvânia, sugeriu muitos anos atrás que a herbivoria poderia ser responsável pela alta riqueza de espécies nas florestas tropicais. Ele argumentou que os herbívoros que se alimentam de brotos, sementes e plântulas de espécies abundantes são tão eficientes que reduzem suas densidades, permitindo que outras espécies menos comuns cresçam em seu lugar. A chave desta ideia é que a abundância *per se*, mais do que qualquer qualidade específica dos indivíduos enquanto recursos, torna uma espécie vulnerável aos consumidores. Os consumidores localizam as espécies de recursos abundantes facilmente, e portanto suas próprias populações crescem a altos níveis. Populações de recurso abundantes também exercem uma forte pressão de seleção sobre os consumidores potenciais para se especializarem nelas.

Diversas linhas de evidências sustentam esta hipótese de "pressão de praga". Por exemplo, tentativas de estabelecer plantas numa monocultura frequentemente falham por causa das infestações de herbívoros. Plantações densas de seringueiras em seus *habitats* nativos na bacia amazônica, onde muitas espécies de herbívoros evoluíram para explorá-las, não têm especialmente tido sucesso. Contudo, as plantações de seringueiras prosperam na Malásia, onde os herbívoros especialistas não estão "ainda" presentes. Tentativas de cultivar muitas outras plantações comercialmente valiosas, em áreas de monocultura nos trópicos, têm se deparado com o mesmo fim desastroso. A escapada dos predadores, herbívoros e patógenos pode ser uma razão pela qual algumas espécies introduzidas se tornam invasoras fora de suas distribuições nativas.

A hipótese de pressão de praga prevê que as plântulas deveriam ter menos probabilidade de se estabelecer próximo aos adultos da mesma espécie do que distante deles. Os indivíduos adultos podem abrigar populações de herbívoros especializados e patógenos que poderiam prontamente infestar as plântulas próximas. Além disso, como a maioria das sementes caem próximo à sua planta genitora, os herbívoros poderiam ser atraídos para a abundância de plântulas lá, ao mesmo tempo em que deixam passar despercebidas as poucas que se dispersam para locais mais distantes. A previsão de que o sucesso na germinação e colonização poderia diminuir com a densidade de plântulas e aumentar com a distância do genitor tem sido testada em diversos estudos, que têm produzido diversos resultados, mas em geral sustentando essa ideia (Fig. 20.24).

Num experimento sobre sobrevivência de plântulas da *Sebastiana longicuspis*, uma espécie arbórea comum em Belize, Thomas Bell e seus colegas da Universidade de Oxford definiram áreas de estudo de 0,25 m^2 sob árvores maduras que continham plântulas naturalmente estabelecidas. Eles eliminaram os fungos patogênicos em algumas das áreas, tratando-as com um fungi-

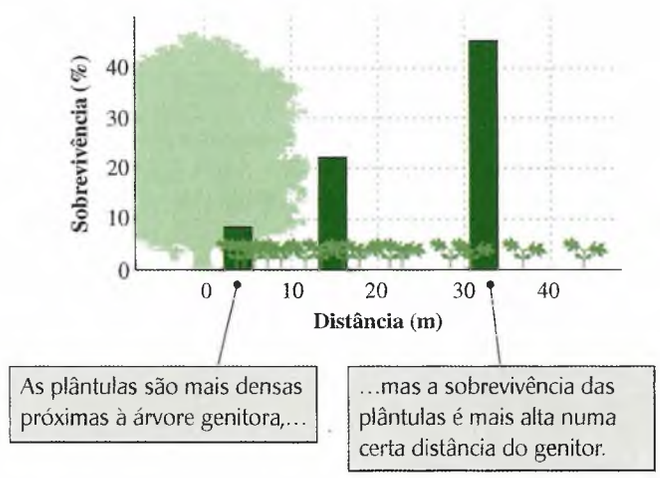


FIG. 20.24 A sobrevivência das plântulas varia com a distância da árvore genitora. Os pesquisadores rastrearam as taxas de sobrevivência de plântulas da árvore neotropical *Dipteryx panamensis* até 18 meses de idade. Segundo D. H. Janzen, *Am. Nat.* 104:501–528 (1970); D. A. Clark e D. B. Clark, *Am. Nat.* 124:767–788 (1984).

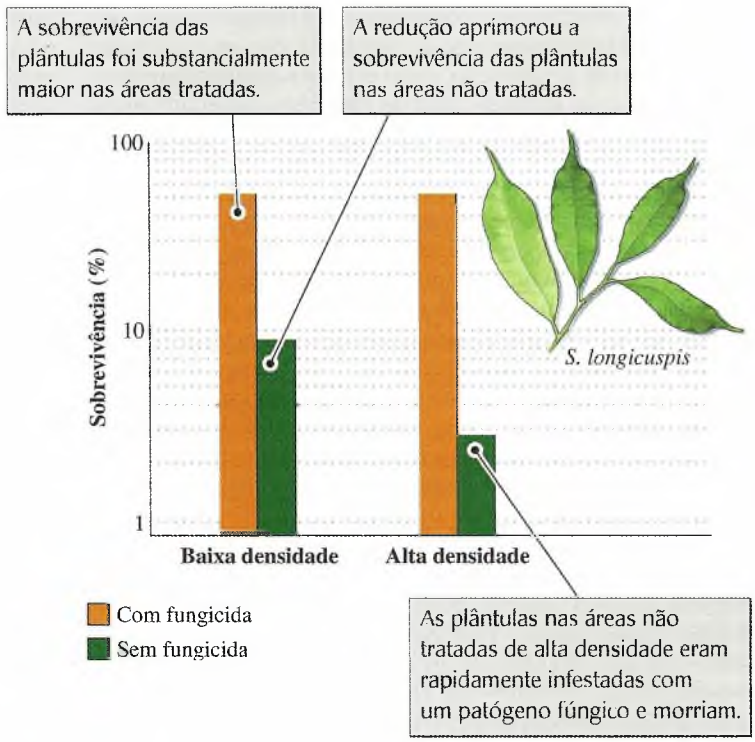


FIG. 20.25 O tratamento com fungicida aprimora a sobrevivência das plântulas da árvore tropical. Os pesquisadores trataram algumas áreas contendo plântulas de *Sebastiana longicuspis* com fungicida e deixaram outras não tratadas. Além disso, eles reduziram metade das áreas em cada tratamento para criar áreas de baixa densidade. Segundo T. Bell et al., *Ecol. Lett.* 9:569–574 (2006).

cida seletivo, e deixaram outras não tratadas como áreas de controle. Em metade das áreas em cada tratamento, os pesquisadores reduziram as plântulas para uma densidade de 100 indivíduos por metro quadrado; áreas não manipuladas foram deixadas com as densidades naturais de 400–1.100 indivíduos por metro quadrado. A redução aprimorou a sobrevivência das plântulas nas áreas não tratadas, e a aplicação do fungicida aumentou substancialmente a sobrevivência, tanto nas áreas de baixa quanto nas de alta densidade por todo o experimento de um mês de duração (Fig. 20.25). Analogamente, observações detalhadas de uma área de floresta de 50 ha na Ilha de Barro Colorado mostraram que a sobrevivência das plântulas apresenta uma dependência de densidade igualmente forte na maioria das espécies, favorecendo as plântulas numa distância maior das árvores adultas da mesma espécie, onde sua densidade é menor.

Na zona temperada, poucas sementes escapam da predação pelos esquilos e besouros, e herbívoros e patógenos atacam as plantas assim como o fazem nos trópicos. Se a pressão de praga de fato promove uma diversidade maior nos trópicos, ela deve operar diferentemente em cinturões latitudinais diferentes. Em particular, os herbívoros e patógenos de plantas tropicais devem ser mais especializados em relação às espécies de plantas hospedeiras, ou mais sensíveis à densidade e dispersão das populações de hospedeiros. Poucos estudos examinaram a pressão de praga, tanto nas latitudes tropicais quanto temperadas. Contudo, os experimentos recentes de Carol Augspurger e Henry Wilkinson, da Universidade de Illinois, testaram a premissa básica da especificidade do hospedeiro em patógenos de solos tropicais.

Os pesquisadores tiraram amostras do patógeno de solo do gênero *Pythium*, um fungo oomiceto que causa a doença do tombamento,[3] de ambientes naturais no Panamá e as mantiveram isoladas no laboratório. Além disso, os isolados de áreas temperadas de *Pythium*, conhecidos por serem patogênicos para as plantações, foram obtidos de culturas armazenadas. Eles expuseram as plântulas de oito árvores tropicais a 75 isolados tropicais (patogenicidade desconhecida) e 7 isolados temperados. Três dos isolados temperados e três dos isolados tropicais resultaram serem patogênicos para as plântulas de árvores tropicais e cada um destes isolados infectou as plântulas até cinco das espécies testadas. Assim, *Pythium* não parece ser especializado em relação às suas espécies hospedeiras, e diversos dos isolados temperados foram capazes de infectar as espécies de árvores tropicais, mesmo quando esses patógenos e hospedeiros não tinham história evolutiva pregressa juntos. Se os patógenos de solos fossem responsáveis pela manutenção da diversidade de árvores tropicais, esperaríamos encontrar um grau maior de especialização do hospedeiro. Naturalmente, os ecólogos precisam conduzir muito mais pesquisas sobre esta questão. Atualmente, contudo, embora a autolimitação pareça ser muito poderosa em populações de árvores de florestas tropicais, os mecanismos subjacentes não são bem conhecidos, e seu papel na manutenção dos gradientes de diversidade latitudinais não foram ainda confirmados.

Deriva ecológica randômica

A pressão de praga e a limitação de recrutamento podem reduzir as consequências da competição interespecífica para os membros da comunidade. Steve Hubbell, em seu livro *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (A Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia), questionou se estes fatores, junto com a especialização ecológica limitada, tornam a maioria das espécies de árvores tropicais competitivamente equivalentes. Analogamente, é provável que as novas espécies que invadem uma comunidade permaneçam lá por longos perío-

[3]N.R.T.: Também chamada de tombamento de mudinhas.

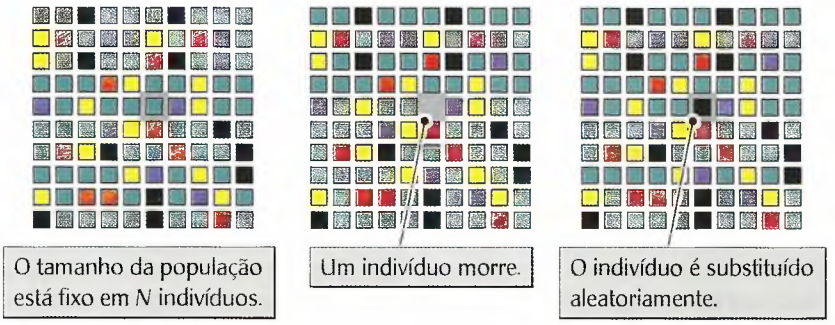


FIG. 20.26 O modelo de Hubbell de deriva ecológica randômica está baseado na substituição randômica de indivíduos mortos da comunidade existente. A morte de uma determinada árvore numa comunidade de floresta tropical deixa uma clareira que é preenchida aleatoriamente pela progênie de algum outro indivíduo na comunidade. Os indivíduos de todas as espécies (indicados por cores diferentes) têm igual probabilidade de morrer ou preencher clareiras na floresta durante cada intervalo de tempo. Sem a formação de novas espécies ou imigração de fora da comunidade, uma floresta com N indivíduos seria preenchida com os descendentes de um único indivíduo em um número médio de N gerações.

dos, se não indefinidamente. As espécies desaparecem por extinção, mais ou menos aleatoriamente, da mesma forma que os alelos neutros desaparecem de uma população por deriva genética randômica (veja o Capítulo 13). Grandes populações arbóreas, distribuídas sobre áreas extensas de floresta tropical, seriam relativamente imunes a esta extinção, e assim o número de espécies poderia subir bastante via produção de novas espécies dentro de grandes regiões geográficas. Se este fosse o caso, o gradiente latitudinal na diversidade de espécies refletiria o tamanho da região e as taxas regionais de produção de espécies, mais do que a capacidade das espécies em coexistir em comunidades locais.

Imagine uma floresta tropical com um número fixo de indivíduos de árvores pertencendo ao número S de espécies, todas as quais competitivamente equivalentes (isto é, "neutra"). Quando um indivíduo morre, é substituído pela progênie de uma das outras árvores na floresta ao acaso (Fig. 20.26). Assim, o ajustamento de todas as árvores na floresta é idêntico — suas probabilidades de morte e reprodução são as mesmas. Como a morte e a reprodução são processos estocásticos sob estas circunstâncias, uma floresta com N indivíduos terminará por consistir na progênie de um único indivíduo ancestral, e assim se reduzir a uma única espécie, numa média de N gerações. Esta tendência em direção à deriva ecológica randômica seria mensurável nas pequenas áreas pela imigração de indivíduos de outras áreas (lembre-se do papel da colonização na manutenção de riqueza de espécies nas ilhas) e dentro de uma área de tamanho regional (a *metacomunidade*) por especiação. Sob um modelo de especiação, a riqueza de espécies de equilíbrio na metacomunidade (diversidade regional) seria $S = J_M\nu$, onde J_M é o número de indivíduos na metacomunidade e ν (letra grega "nu") é a taxa de especiação expressada por indivíduo.

Assim, no modelo de Hubbell, a riqueza de espécies é uma função do tamanho da região (e assim do número de indivíduos, que determina a taxa de extinção) e a taxa de formação de espécies. Quando Hubbell incorporou uma taxa de imigração entre as populações locais, sua teoria previu com sucesso a riqueza de espécies, as distribuições de abundância de espécies, as relações espécie–área e a diversidade beta. É um modelo maravilhosamente abrangente que tem atraído muita atenção na ecologia. Há um problema com este modelo, contudo: a deriva ecológica randômica é um processo lento. O tempo em gerações exigido para um sistema neutro atingir o equilíbrio é cerca de o mesmo que o número de indivíduos na metacomunidade. O tempo médio (em gerações) para extinção de uma espécie é cerca de o mesmo que o tamanho de sua população. Considere alguns cálculos preliminares para as árvores da floresta da bacia amazônica, que contém cerca de $J_M = 10^{10}$ (10 bilhões) de árvores de cerca de 10^4 (10.000) espécies. Assim, a população média por espécie é cerca de 10^6 (1 milhão) de indivíduos; o tempo de geração média é de cerca de 10^2 (100) anos. De acordo com a teoria de Hubbell, o equilíbrio seria atingido em cerca de 10^{12} (um trilhão) de anos, e o tempo médio para extinção da espécie seria de 10^8 (100 milhões) de anos. A deriva ecológica randômica é claramente muito lenta para ser responsável pela diversidade nesta escala.

Resta estudar quão bem o modelo de Hubbell explica os padrões de diversidade latitudinal para as árvores, ou para qualquer outro grupo. A premissa básica da neutralidade da mudança estocástica poderia se aplicar melhor à escala local — talvez 50 ha de floresta — do que a grandes regiões, porque na escala menor os eventos randômicos se tornariam mais importantes. Contudo, a teoria de Hubbell enfatiza a importância potencial dos processos regionais de macroescala para compreender os padrões ecológicos. Certamente, do ponto de vista da diversidade regional, o tamanho da região e as taxas de produção e extinção de espécies devem ter considerações importantes.

Mas as descrições dos processos locais e regionais neste capítulo não nos contam toda a história da diversidade. As espécies presentes em qualquer comunidade num determinado tempo representam milhões de anos de adaptação e diversificação numa escala global. No próximo capítulo, consideraremos algumas das questões básicas que a história e a geografia levantam para os estudos ecológicos.

RESUMO

1. Um padrão frequente revelado pelos estudos das comunidades biológicas é a tendência da diversidade de espécies nas regiões tropicais excederem grandemente aquela das latitudes mais altas. Explicar os padrões de diversidade de espécies tem sido um grande desafio para os ecólogos.

2. A medida mais simples da biodiversidade é a riqueza de espécies. Mas, em qualquer comunidade, algumas espécies são comuns e outras são raras. As abundâncias relativas numa amostra ou comunidade podem ser caracterizadas por um gráfico de classificação de abundância.

3. Como o número de espécies aumenta com o número de indivíduos amostrados, diversos índices de riqueza de espécies, tais como os índices de Margalef e Menhinick, levam em consideração o tamanho da amostra. Outros índices de diversidade, mais notavelmente o índice de Simpson, levam em conta a variação nas abundâncias das espécies ao comparar a diversidade entre as amostras.

4. O número de espécies numa amostra aumenta em proporção à área amostrada. Três processos determinam a inclinação desta relação espécie–área: o tamanho da amostra nas escalas locais, a diversidade de *habitats* nas escalas regionais e a evolução de linhagens distintas nas escalas globais.

5. Quando ilhas de diferentes tamanhos são comparadas, a inclinação da relação espécie–área tende a ser maior do que a do continente, porque as ilhas maiores tendem a ter mais diversidade de *habitat* do que as menores, porque são melhores alvos para colonização e porque as populações maiores resistem melhor à extinção.

6. A riqueza de espécies reflete a heterogeneidade ambiental dentro de uma região, assim como as condições ambientais locais. A riqueza de espécies tende a aumentar com a produtividade do *habitat*, mas a complexidade da estrutura vegetacional tem uma influência até maior sobre a riqueza de espécies.

7. A variação na entrada de energia solar está fortemente associada com a riqueza de espécies nas áreas temperadas do norte, enquanto a variação na precipitação está fortemente associada com a riqueza de espécies através dos trópicos e do Hemisfério Sul.

8. A diversidade local, ou alfa, é o número de espécies de uma pequena área de *habitat* homogêneo. A diversidade total de espécies numa região contendo muitos *habitats* é a diversidade regional, ou gama. A diferença, ou substituição, de espécies de um *habitat* para o outro é a diversidade beta.

9. As comunidades locais contêm um subconjunto do *pool* de espécies regional. A associação numa comunidade local é determinada pelas adaptações das espécies às condições locais e aos recursos e por suas interações com outras espécies. Os processos que determinam a composição da comunidade local são coletivamente denominados de triagem de espécies.

10. A liberação ecológica, que é um aumento nas densidades populacionais e distribuições de *habitats* de espécies em comunidades menos diversas, proporciona uma evidência forte de que a competição por recursos estrutura as comunidades biológicas e limita a diversidade.

11. Tentativas em medir o espaço de nicho consistentemente mostram que comunidades mais diversas têm mais espaço de nicho e que a largura de nicho média é independente da riqueza de espécies local. Analogamente, a diversidade de espécies aumenta com a diversidade de nicho.

12. O pensamento recente sobre a diversidade tem sido dominado por teorias de equilíbrio, que estabelecem que a diversidade reflete um equilíbrio entre os processos que adicionam espécies e os que removem as espécies de uma comunidade. Assim, as diferenças entre as comunidades na riqueza de espécies refletem as diferenças nas taxas relativas daqueles processos.

13. As diferenças no número de espécies nas ilhas indicam a importância dos processos regionais — a imigração de um continente ou de outras ilhas — para a manutenção da diversidade de espécies local. Nos continentes, a adição de espécies nas comunidades locais reflete, em parte, a taxa de produção de novas espécies, que é também um processo regional.

14. Diversas explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nas florestas tropicais focalizam a heterogeneidade do ambiente e o papel da perturbação em criar condições heterogêneas dentro de clareiras no dossel da floresta. Contudo, não há evidências de que estes processos sejam mais importantes nas regiões tropicais do que nas temperadas.

15. Os consumidores podem intensificar a diversidade ao reduzir as populações de recurso (e assim a competição por recursos), dessa forma tornando a exclusão competitiva menos provável. A predação dependente da densidade deveria favorecer a persistência de espécies raras e aumentar a diversidade. A evidência de que os predadores e os patógenos podem agir de um modo dependente da densidade sustenta esta hipótese de pressão de praga.

16. A teoria de Steve Hubbell da deriva ecológica randômica realça a natureza estocástica da morte e da reprodução nas populações de indivíduos competitivamente equivalentes. Analogamente, o número de espécies em uma região é uma função do número total de indivíduos, que determina a taxa de extinção, e a taxa de formação de novas espécies. Um problema com essa teoria é que tais processos randômicos são muito lentos para serem levados em conta através de padrões observados na diversidade.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Ao quantificar a diversidade, por que deveria você querer incorporar tanto o número de espécies quanto a abundância relativa de cada espécie?

2. Como a amostragem local, a diversidade de *habitat* regional e o isolamento de continentes afetam a inclinação da relação espécie–área?

3. Por que deveriam as regiões com diversidade de *habitats* maior conter maior riqueza de espécies?

4. Como as diversidades alfa, beta e gama diferem entre si?

5. Discuta as diferenças potenciais entre as regiões tropicais e temperadas em relação à heterogeneidade de *habitat* e a distribuição de espécies através dos gradientes e condições ambientais.

6. Como o conceito de nicho percebido ajuda a explicar o fenômeno da liberação ecológica?

7. Por que deveríamos esperar que as regiões com altas diversidades de espécies também apresentassem uma alta diversidade de nicho?

8. Por que as ilhas pequenas que estão distantes do continente tipicamente têm menos espécies do que as ilhas grandes que estão próximas ao continente?

9. Por que deveria a hipótese de pressão de praga explicar a alta diversidade de árvores nos trópicos?

LEITURAS SUGERIDAS

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705–1712.

Augspurger, C. K., and H. T. Wilkinson. 2007. Host specificity of pathogenic *Pythium* species: Implications for tree species diversity. *Biotropica* 39:702–708.

Bertness, M. D., et al. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439–460.

Brokaw, M., and R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15:183–188.

Case, T. J., and M. L. Cody. 1987. Testing island biogeographic theories. *American Scientist* 75:402–411.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310.

Cornell, H. V., and J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1–12.

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137:27–49.

Fridley, J. D., et al. 2005. Connecting fine- and broad-scale species–area relationships of Southeastern U.S. flora. *Ecology* 86:1172–1177.

Fridley, J. D., et al. 2006. Integration of local and regional species–area relationships from space–time species accumulation. *American Naturalist* 168:133–143.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.

Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193–210.

Heywood, V. H. (ed.). 1996. *Global Biodiversity Assessment.* Cambridge University Press, Cambridge.

Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163:192–211.

Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.* Princeton University Press, Princeton, N.J.

Hubbell, S. P., et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283:554–557.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528.

Kalmar, A., and D. J. Currie. 2007. A unified model of avian species richness on islands and continents. *Ecology* 88:1309–1321.

Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11:398–416.

Lomolino, M. V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: The species–area relationship. *Journal of Biogeography* 27:17–26.

MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510–533.

MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

Mills, K. E., and J. D. Bever. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology* 79:1595–1601.

Nekola, J. C., and P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867–878.

Packer, A., and K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278–281.

Pärtel, M., et al. 1996. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75:111–117.

Purvis, A., and A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212–219.

Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171.

Ricklefs, R. E. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology* 87:1424–1431.

Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives.* University of Chicago Press, Chicago.

Rosenzweig, M. 1995. *Species Diversity in Space and Time.* Cambridge University Press, Cambridge.

Suding, K. N., et al. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:4387–4392.

Terborgh, J., R. B. Foster, and P. Nuñez. 1996. Tropical tree communities: A test of the non-equilibrium hypothesis. *Ecology* 77:561–567.

Weiher, E., and P. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73:323–335.

Wills, C., et al. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain species diversity in a Neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:1252–1257.

Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.

Zobel, M. 1997. The relative roles of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):266–269.

ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 5

Quantificando a Biodiversidade

As medidas de diversidade das espécies são centrais para descrever a estrutura das comunidades biológicas e para formular políticas para manejar e conservar os recursos naturais. Manter e promover a diversidade de espécies são metas comuns da gestão dos recursos naturais, em parte porque a diversidade de espécies está normalmente relacionada com a saúde e o funcionamento do ecossistema.

Embora a diversidade de espécies tenha muitos significados, ela tem dois componentes essenciais: a *riqueza,* ou número de espécies presente, e a *equabilidade*, a variação nas abundâncias de relativas espécies. Há numerosas formas para medir a riqueza e a equabilidade; Magurran (2004) proporciona uma revisão extensiva dos conceitos e métodos envolvidos. Alguns índices comumente usados são discutidos anteriormente.

O primeiro componente da diversidade, a riqueza, proporciona uma moeda direta e comum para comparar os sistemas ecológicos. Embora a riqueza seja uma medida simples, diversas considerações a tornam mais complexa do que parece à primeira vista. Em particular, como raramente contamos todos os indivíduos numa dada área, devemos empregar vários métodos para estimar a riqueza. Um problema relacionado é que o número de espécies numa amostra geralmente aumenta com o número de indivíduos amostrados, particularmente para grupos ricos

de espécies, como os artrópodes, os micróbios e as plantas tropicais. Assim, tanto a abundância real de indivíduos quanto o esforço de amostragem feito para estimar a abundância podem influenciar muito as estimativas de riqueza (Gotelli e Colwell, 2001).

Os índices de riqueza são estimativas da riqueza de espécies que levam em conta o tamanho da amostra. Comparações justas de riquezas de espécies devem estar baseadas no número de espécies observadas, ajustado pelo tamanho da amostra, o que remove qualquer tendência na riqueza observada devido ao número de indivíduos amostrados. Por exemplo, o **índice de Margalef** é baseado na ideia de que o número de espécies (S) aumenta numa relação direta com o logaritmo do número de indivíduos amostrados (N). De forma simples, este índice assume que a chance de encontrar novas espécies no grupo de indivíduos diminui à medida que mais indivíduos são examinados. Esta premissa está baseada no padrão comum de umas poucas espécies abundantes e muitas espécies raras nas comunidades (veja Fig. 20.2). A Fig. AD 5.1 mostra uma relação logarítmica típica entre o número de espécies e o número de indivíduos examinados; esta relação se torna linear quando as espécies são plotadas contra o logaritmo natural dos indivíduos (inserção). A interseção com o eixo y para esta relação é sempre 1, porque o indivíduo examinado representa uma espécie (1 no eixo y) e $\ln(1) = 0$ (0 no eixo x). Assim, somente a inclinação da reta (D) varia numa distribuição ideal de Margalef, tal que

$$S = 1 + D \times \ln(N)$$

que pode então ser rearranjada no índice de Margalef:

$$D = \frac{(S - 1)}{\ln(N)}$$

Índices como o de Margalef são geralmente calculados para dados de *habitats* ou áreas experimentais diferentes, e então comparados para avaliar a riqueza. Uma vantagem desta abordagem é que a riqueza pode ser estimada de uma única observação tirada da relação entre as espécies e do número de indivíduos. O índice assume uma inclinação única na relação entre o número de espécies e o logaritmo natural do número de indivíduos em cada *habitat* ou área, que é a base para comparar a riqueza de espécies. Embora simples de calcular e útil para algumas comparações, os índices de riqueza de Margalef e outros não resolvem completamente os problemas que surgem da variação no esforço de amostragem e do número de indivíduos registrados, porque a premissa de uma relação linear entre $(S - 1)$ e $\ln(N)$ nem sempre é verificada.

O efeito do esforço de amostragem no tamanho da amostra pode ser visualizado com as curvas de amostragem de espécies. As curvas de amostragem de espécies permitem comparações significativas de riqueza de espécies entre os *habitats* ou tratamentos experimentais, porque levam em conta as relações entre o esforço de amostragem, a abundância real ou número de indivíduos, e a riqueza. As curvas de amostragem são baseadas em relações empíricas e fazem poucas premissas sobre índices como o de Margalef. As **curvas de acumulação** retratam o aumento no número de espécies observado à medida que indivíduos são adicionados a uma amostra. As curvas de acumulação de dados brutos mostram um padrão irregular de acumulação de espécies, porque a amostragem não pode ser instantânea no tempo e no espaço, tal que as variações sazonal e

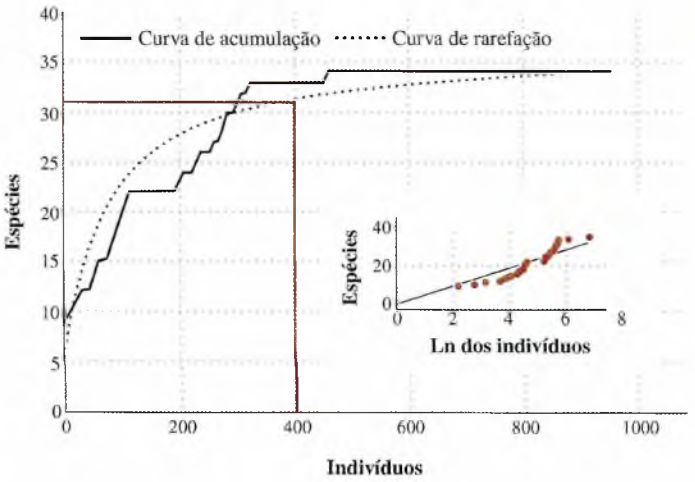


FIG. AD 5.1 As curvas de acumulação e de rarefação brutas para o banco de sementes do solo numa floresta pluvial tropical (Butler e Chazdon, 1998). As curvas foram construídas com o programa EstimateS 7.5 (Colwell, 2005). A linha vermelha indica a estimativa de rarefação para riqueza, neste caso, 31 espécies, quando 400 indivíduos são contados. O gráfico de inserção mostra o número de espécies plotado contra o logaritmo natural do número de indivíduos para o mesmo conjunto de dados.

de *habitat* tendem a ser amostradas em sucessão. Por outro lado, as **curvas de rarefação** são baseadas em subamostragens randômicas repetitivas sobre as amostras totais, o que produz uma curva suave.

A Fig. AD 5.1 retrata tanto a acumulação bruta quanto as curvas de rarefação para um número de espécies num banco de sementes de solos de uma floresta tropical. Ambas as curvas indicam que o número de espécies na amostra se nivela (atinge uma assíntota) por volta de 34, quando mais de 500 sementes são contadas. Esta observação sugere que todas as espécies presentes estão incluídas na amostra de 500 sementes. Em outros casos, envolvendo amostras altamente diversas ou relativamente pequenas, as curvas de acumulação bruta podem não atingir uma assíntota. As curvas de acumulação bruta podem avaliar a riqueza de forma precisa somente quando atingem uma assíntota, porque o nivelamento da curva mostra que a grande maioria das espécies foi contabilizada. A curva de acumulação bruta também tem um padrão de saltos irregulares, porque ela é a acumulação real de espécies registradas à medida que os indivíduos são sucessivamente examinados. Esta característica de curvas de acumulação pode ser problemática, porque o local da assíntota pode às vezes enganar. Considere, por exemplo, partes da curva de acumulação bruta na Fig. AD 5.1, onde a acumulação de espécies se nivela por um certo tempo, mas então aumenta novamente.

- Qual seria a estimativa de riqueza se fosse assumido que a assíntota foi atingida com 180 indivíduos?

Ao contrário da curva de acumulação bruta, a curva de rarefação é suave porque é produzida por subamostragens repetidas do *pool* de indivíduos numa amostra e calculando o número médio de espécies presentes para um dado número de indivíduos. As curvas de rarefação começam com a amostra inteira e nos dizem sobre a riqueza de uma subamostra aleatória de qualquer tamanho designado. Por exemplo, na Fig. AD 5.1, uma estima-

tiva de riqueza pode ser derivada de qualquer ponto da curva de rarefação e é mostrada para uma amostra de 400 indivíduos (= 31 espécies). Assim, as curvas de rarefação dispensam o esforço de amostragem, possibilitando comparações mais significativas entre *habitats* ou áreas de estudo onde o esforço de amostragem pode variar.

Para comparar a riqueza em amostras diferentes de áreas ou *habitats*, a rarefação das amostras desde as maiores até o tamanho da menor é uma abordagem útil que leva em conta as diferenças no esforço de amostragem. Antes que os computadores rápidos tornassem a rarefação mais prática pela subamostragem, poder-se-ia aproximar a riqueza em amostras rarefeitas usando as equações baseadas na teoria da probabilidade desenvolvida por Hurlbert (1971) e Simberloff (1972):

$$\text{número esperado de espécies } (s) = \sum_{i=1}^{s}\left\{1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}}\right\}$$

Nesta equação, N é o número total de indivíduos na amostra a ser rarefeita, N_i é o número de indivíduos na espécie i na amostra a ser rarefeita e n é o número total de indivíduos na menor amostra (o padrão). Esta equação usa a probabilidade de uma dada espécie estar presente, baseada nos números na amostra maior (N e N_i), para estimar o número de espécies que estaria presente na amostra de um tamanho menor (n).

$$\binom{N - N_i}{n} \text{ é calculado como } \frac{(N - N_i)!}{n!(N - N_i - n)!}$$

onde ! indica um fatorial (por exemplo, $4! = 4 \times 3 \times 2 \times 1 = 24$).

Vamos aplicar estes métodos para estudar a riqueza de espécies de um inseto aquático nos alagados temporários ao longo da região central do rio Platte em Nebraska. Esta investigação, que foi conduzida para avaliar a influência do hidroperíodo — a duração da inundação pelas águas — sobre as comunidades em insetos aquáticos, foi parte de um estudo maior que examinou como os níveis da água na parte central do vale do rio Platte influenciam a saúde e o funcionamento dos alagados das planícies. A Tabela AD 5.1 mostra dados nas armadilhas de insetos aquáticos colocadas em dois alagados temporários. O alagado temporário A contém água por um período mais longo a cada ano (cerca de 330 dias) do que o alagado temporário B (cerca de 295 dias). Cada armadilha coletou um número diferente de indivíduos de insetos, tal que a rarefação pode ser usada para padronizar os dados para as armadilhas com um número menor de indivíduos. Neste caso, os dados do alagado A (número total de indivíduos capturados, $N = 22$) pode ser padronizado para o número de indivíduos capturados no alagado B (número total de indivíduos capturados, $n = 13$) usando as equações acima.

Passo 1: Use as equações de Hurlbert e Simberloff para calcular a probabilidade de a espécie 1 ser coletada no alagado A se somente 13 indivíduos fossem coletados na armadilha lá.

A Tabela AD 5.2 proporciona valores para cada componente da equação para a espécie 1. Estes parâmetros são então colocados na equação original para produzir:

$$\text{probabilidade de ocorrência da espécie 1} = \left\{1 - \frac{\frac{20!}{13!(20-13)!}}{\frac{22!}{13!(22-13)!}}\right\} = \left\{1 - \frac{77.520}{497.240}\right\} = 0.844$$

TABELA AD 5.1 Dados das armadilhas de insetos aquáticos

Número de espécies	Alagado A	Alagado B
1	2	0
2	1	0
3	2	0
4	1	0
5	1	0
6	1	0
7	7	4
8	4	0
9	1	0
10	1	0
11	0	1
12	0	2
13	0	2
14	1	0
15	0	0
16	0	2
17	0	1
18	0	1
Táxon total	11	7
Indivíduos totais	22	13

Fonte: M.R. Whiles and B. S. Goldowitz, *Ecological Applications* 11:1829–1842 (2001).

TABELA AD 5.2 Valores para usar quando estimar a probabilidade para a espécie 1

Parâmetro	Valores para rarefação da espécie 1 no alagado A
N	22
n	13
N_i	2
$N - N_i$	20
$\binom{N - N_i}{n}$	$\frac{20!}{13!(20-13)!}$
$\binom{N}{n}$	$\frac{22!}{13!(22-13)!}$

TABELA AD 5.3 Estimativa de rarefação para cada espécie no alagado A

Espécies	N_i	Valor esperado
1	2	0,844
2	1	
3	2	0,844
4	1	
5	1	
6	1	
7	7	
8	4	
9	1	
10	1	
14	1	
Total		

Passo 2: Calcule as estimativas de rarefação para cada espécie no alagado A e então some-as à riqueza estimada para o alagado A. Ao fazer estes cálculos, os zeros são ignorados.

Complete a Tabela AD 5.3 calculando o valor esperado para cada espécie e então somando os valores esperados para estimar o número total de espécies que seriam esperadas no alagado A se somente 13 indivíduos tivessem sido coletados lá. Note que somente N_i mudará para cada espécie subsequente, e assim somente os parâmetros nas linhas 3, 4 e 5 dos cálculos para a espécie 1 na Tabela AD 5.2 mudarão ao se calcularem as estimativas para as outras espécies.

Neste caso, a riqueza estimada que você obtém para o alagado A por rarefação deveria estar mais próxima da riqueza estimada para o alagado B (7 espécies no total).

- Com base apenas nestas duas amostras, a riqueza de espécies varia apreciavelmente entre os dois alagados temporários?
- A sua resposta seria diferente se você tivesse considerado somente os valores de riqueza originais para os dois alagados (11 *versus* 7)?

O índice de Margalef pode também ser calculado para dois alagados usando os conjuntos de dados na Tabela AD 5.1. Para o alagado A, o índice de Margalef é:

$$D = \frac{10}{\ln(22)} = 3{,}2$$

Passo 3: Calcule o índice de Margalef para o alagado B e compare os valores para cada alagado.

- São estes valores mais semelhantes ou mais diferentes do que os estimados com base na rarefação?
- Baseado neste exercício, que técnica provavelmente é mais precisa para estimar a riqueza: o cálculo de um índice de riqueza ou a rarefação? Por quê?

A riqueza é uma das duas métricas que os ecólogos usam para avaliar a diversidade de espécies. A equabilidade, ou variação na abundância de espécies, é a outra. As medidas de heterogeneidade tais como o índice de Simpson (veja anteriormente) levam em conta tanto a riqueza de espécies quanto a equabilidade.

Passo 4: Calcule o índice de Simpson para as capturas de armadilhas dos dois alagados.

Para este índice, você precisará calcular a proporção de cada espécie (p_i) na amostra para cada alagado, que é simplesmente o número de indivíduos da iésima espécie dividida pelo total de indivíduos coletados. Por exemplo, para a espécie 1 no alagado A, p_i é 2/22 = 0,091.

- Os valores do índice de Simpson seguem as mesmas tendências daqueles para a riqueza sozinha? Descreva uma situação na qual os valores de riqueza e heterogeneidade poderiam mostrar tendências muito diferentes.

Literatura Citada

Butler, B. J., and R. L. Chazdon. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rainforest. *Biotropica* 30:214–222.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at http://purl.oclc.org/estimates.

Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391.

Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577–586.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.

Simberloff, D. 1972. Properties of rarefaction diversity measures. *American Naturalist* 106:414–415.

Whiles, M. R., and B. S. Goldowitz. 2001. Hydrologic influences on insect emergence production from central Platte River wetlands. *Ecological Applications* 11:1829–1842.

CAPÍTULO 21

História, Biogeografia e Biodiversidade

No Capítulo 20, vimos que o número de espécies numa ilha pequena depende do *pool* regional de colonizadores potenciais bem como dos processos locais, tais como a seleção de espécies e as interações entre espécies. Assim, a estrutura e a composição das comunidades locais dependem do contexto geográfico mais amplo. Também sabemos que a adaptação às mudanças ambientais exige uma evolução de centenas ou milhares de gerações. Assim, os ambientes passados proporcionam o cenário histórico para a evolução das populações e a diversificação das espécies nas regiões.

A origem e a manutenção da biodiversidade da Terra é uma das questões centrais da ecologia. Compreender a história e a geografia da biodiversidade nos ajuda a compreender o papel dos sistemas ecológicos dos processos de macroescala responsáveis pela geração das espécies nas regiões. Estamos vivendo num tempo de máxima riqueza de espécies de toda a Terra? Ignorando o efeito das atividades humanas, o número de espécies continuaria a aumentar no futuro? Se o passado retém a chave para o futuro, para não mencionar nossa compreensão do presente, então os ecólogos devem prestar atenção às lições da história.

Muitos grupos de organismos deixaram registros fósseis, embora fragmentados, nas rochas sedimentares próximas à superfície da Terra (Fig. 21.1). Estes fósseis sugerem que, durante os últimos 600 milhões de anos, um período que cobre a maior parte da evolução dos organismos multicelulares, o tamanho dos *pools* de espécies regionais tem variado consideravelmente. Em algumas épocas, eles aumentaram através da diversificação biológica; em outras declinaram, às vezes abruptamente, por causa de eventos catastróficos ou competição de formas de vida recém-evoluídas. Até onde as comunidades locais refletem o *pool* de espécies regionais, devemos questionar se os sistemas ecológicos em qualquer tempo de fato atingiram um equilíbrio.

A interpretação do registro fóssil também sugeriu causas históricas para a alta riqueza de espécies nos trópicos. De acordo com uma hipótese, as condições tropicais surgiram na superfície da Terra mais cedo do que nos ambientes mais frios, dando tempo para a evolução de uma variedade maior de plantas e animais tropicais. Uma versão desta "hipótese do

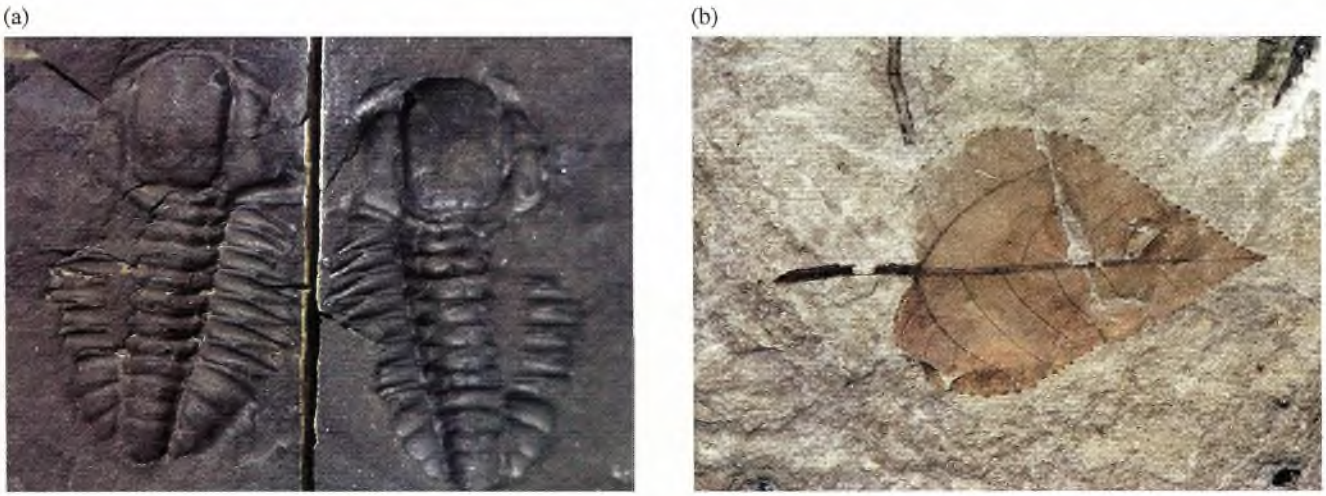


FIG. 21.1 Os fósseis de animais e plantas revelam a história da biodiversidade. Fotografia (a) por Newman & Flowers/Photo Researchers; fotografia (b) por James L. Amos/Photo Researchers.

tempo" foi estabelecida desde 1878 pelo naturalista inglês Alfred Russel Wallace, codescobridor com Darwin da teoria de evolução pela seleção natural:

> A zona equatorial, em resumo, nos apresenta o resultado de um desenvolvimento de formas orgânicas comparativamente contínuo e ininterrupto, enquanto nas regiões temperadas deve ter havido uma série de interrupções periódicas e extinções de natureza mais ou menos desastrosa, necessitando do reinício do trabalho de desenvolvimento em certas linhagens de novo e de novo. Em uma, a evolução teve boas oportunidades; em outra, ela teve dificuldades incontáveis através do seu caminho. As regiões equatoriais são então, olhadas do ponto de vista de sua história passada e presente, um mundo mais antigo do que aquele representado pelas zonas temperadas, um mundo no qual as leis que governam o desenvolvimento progressivo da vida têm operado comparativamente com poucas interrupções através das incontáveis eras, e resultaram naquelas maravilhosas excentricidades de estrutura, função e instinto — aquela rica variedade de cores, e aquela linda harmonia equilibrada de relações que nos deleita e nos surpreende nas produções animais de todos os países tropicais (A. R. Wallace, *Tropical Nature and Other Essays*, Macmillan, New York and London).

Como a zona tropical envolve a Terra pelo equador — o ponto mais largo do planeta — as latitudes tropicais incluem mais áreas, tanto de terra quanto de mar, do que as latitudes polares e temperadas. Apenas por esta razão, não deveria ser uma surpresa as regiões nos trópicos abrigarem mais espécies do que as de tamanho semelhante nas zonas temperadas ou boreais. Durante a parte inicial da era Cenozoica, 65–35 milhões de anos atrás, o clima da Terra era muito mais quente do que é agora, e os ambientes tropicais e subtropicais se estendiam até o Canadá e a Rússia, espremendo as zonas temperadas e boreais em áreas menores e mais próximas dos polos. Durante os últimos 35 milhões de anos, o clima da Terra tornou-se mais frio e mais seco, e os ambientes tropicais retrocederam.

Tanto as altas quanto as baixas latitudes sofreram drásticas flutuações no clima, particularmente durante a era do gelo dos últimos dois milhões de anos. As regiões temperadas e polares testemunharam a expansão e a retração das geleiras, que fizeram grandes zonas de *habitats* se deslocarem geograficamente e, possivelmente, desaparecerem. Os períodos de expansão glacial foram acompanhados de uma baixa precipitação e reduzidas temperaturas nos trópicos. Pensa-se que a floresta pluvial amazônica, que hoje cobre a maior parte da vasta bacia do Rio Amazonas, deve ter ficado repetidamente restringida aos pequenos e isolados refúgios durante os períodos de seca relacionados com a expansão glacial no norte. A restrição e a fragmentação do *habitat* de floresta pluvial pode ter causado a extinção de muitas espécies; inversamente, o isolamento de populações nos fragmentos de floresta pluvial pode ter facilitado a formação de novas espécies.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A vida tem se desenrolado por milhões de anos do tempo geológico
- A deriva continental influencia a geografia da evolução
- As regiões biogeográficas refletem o isolamento evolutivo de longo prazo
- A mudança do clima influencia as distribuições de organismos
- Organismos em ambientes semelhantes tendem a convergir em forma e função
- Espécies intimamente aparentadas apresentam tanto convergência quanto divergência nas distribuições ecológicas
- A riqueza de espécies em ambientes semelhantes normalmente falha em convergir entre regiões diferentes
- Os processos em macroescalas geográficas e temporais influenciam a biodiversidade

A Terra proporciona um pano de fundo em eterna mudança para o desenvolvimento das comunidades biológicas. Os milhões de anos da história da Terra incluem mudanças no clima e outras condições físicas, rearranjos dos continentes e bacias oceânicas, crescimento e desgaste das cadeias de montanhas, impactos catastróficos com corpos extraterrestres, e uma evolução contínua de formas de vida. A história de vida se revela a nós por si só no registro geoquímico dos ambientes passados, nos traços fósseis deixados por táxons há muito extintos, e nas distribuições geográficas e relações evolutivas das espécies vivas.

A consequência mais óbvia da história da Terra é a distribuição heterogênea de formas de animais e plantas sobre a superfície da Terra. A Austrália, por exemplo, tem muitas formas únicas — coalas, cangurus e árvores de eucalipto (Fig. 21.2) — por causa de seu longo isolamento como uma ilha continental circundada por barreiras oceânicas à dispersão dos organismos terrestres. Todas as partes da Terra têm sua própria fauna e flora distintas. Mesmo as grandes bacias oceânicas, interconectadas como o são por corredores contínuos de água, têm biotas parcialmente diferenciadas, isoladas por milhões de anos por barreiras ecológicas de temperatura e salinidade.

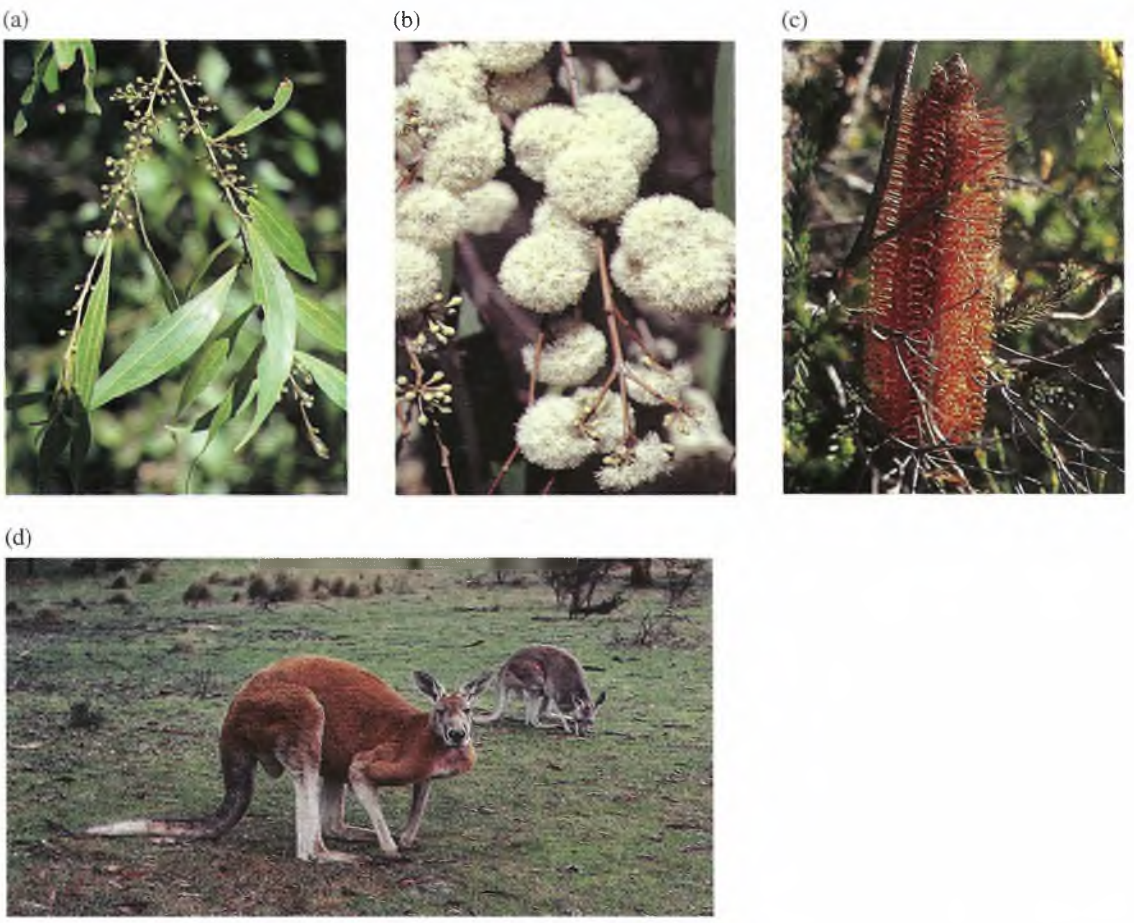


FIG. 21.2 A Austrália tem muitos animais e plantas terrestres únicos. Fotografados aqui estão (a) folhas e (b) flores da espécie do *Eucalyptus*, (c) a inflorescência de uma espécie de *Banksia* e (d) um canguru-vermelho (*Macropus rufus*). Estas formas de vida distintas evoluíram no isolamento da Austrália e não são encontradas em nenhuma outra parte da Terra. Fotografias de R. E. Ricklefs.

A estrutura e o funcionamento dos organismos refletem sua ancestralidade tanto quanto o faz o ambiente local. Por exemplo, o modo marsupial de reprodução (envolvendo, entre outras características, um nascimento antecipado e subsequente desenvolvimento do filhote numa bolsa) é unicamente uma propriedade da linha evolutiva dos mamíferos marsupiais. Não é o resultado de características ecológicas únicas do continente da Austrália, onde os marsupiais agora são mais diversos. Os biólogos se referem a tais características compartilhadas por uma linhagem, a despeito dos fatores ambientais, como **efeitos filogenéticos**. Estes efeitos refletem a inércia da evolução — a ausência de mudança de alguns atributos em face da mudança no ambiente.

Os ecólogos reconhecem que os efeitos filogenéticos podem influenciar os sistemas ecológicos, embora isto seja difícil de demonstrar experimentalmente. Imagine se as plantas e os animais da Austrália fossem substituídos por um número semelhante de táxons de outras regiões com climas semelhantes, talvez o sudoeste e o meio oeste dos Estados Unidos. Os novos sistemas funcionariam da mesma maneira como os daqueles substituídos, e seriam os níveis de produtividade biológica e respostas às perturbações ambientais semelhantes?

A história e a geografia também refletem a diversificação das espécies. Cada região da Terra tem uma história diferente, e cada história tem efeitos que se estendem até as comunidades locais, de forma que cada região tem um nível único de diversidade de espécies. Neste capítulo, examinaremos primeiro brevemente alguns processos históricos que têm moldado a distribuição e o desenvolvimento dos sistemas ecológicos. Então examinaremos o princípio da convergência, que estabelece que habitantes de ambientes semelhantes com origens históricas distintas normalmente se assemelham uns aos outros e se adaptam a fatores ecológicos semelhantes. Este princípio pode também ser aplicado à diversidade das comunidades biológicas. Veremos que a história e a biogeografia têm de fato influenciado o caráter das comunidades locais e representado um papel importante no desenvolvimento dos padrões da diversidade.

A vida tem se desenrolado por milhões de anos do tempo geológico

A Terra se formou há cerca de 4,5 bilhões de anos, e a vida surgiu dentro de seu primeiro bilhão de anos. Por grande parte da história da Terra, as formas de vida permaneceram primitivas. As condições físicas na superfície da Terra e os sistemas ecológicos que se desenvolveram eram fantasticamente diferentes dos do presente. A atmosfera tinha pouco oxigênio, e os primeiros micróbios usaram estritamente um metabolismo anaeróbico. De fato, não foi até que os micróbios fotossintetizadores se desenvolvessem, e começassem a produzir oxigênio como um subproduto de seu metabolismo, que os níveis de oxigênio na atmosfera começaram a crescer. Em grande parte, a vida criou o seu próprio ambiente. Em algum ponto, a concentração atmosférica de oxigênio se tornou alta o bastante para sustentar um metabolismo oxidativo e tornar possível para as formas de vida mais complexas evoluir.

A célula eucariótica, que é o bloco de construção básico de todos os organismos complexos modernos, é um produto do último bilhão de anos em evolução. Nós mal tocamos a ponta do *iceberg* dos registros do desenvolvimento inicial dos animais multicelulares, porque a maioria das formas ancestrais de vida não possuíam esqueletos duros ou conchas que se fossilizassem mais prontamente. Grande parte das evidências das formas iniciais de vida complexa consistem em rastros e covas na lama nas quais viveram.

Tudo isto mudou cerca de 540 Maa (**m**ilhões de **a**nos **a**trás), quando a maioria dos modernos filos dos organismos invertebrados subitamente aparecem no registro fóssil. Os equinodermos, artrópodes, moluscos e braquiópodes surgiram nos oceanos naquela época, assim como o fizeram outras formas de vida — experimentos evolutivos, assim por dizer — que não se encontram mais entre nós (Fig. 21.3). Ninguém sabe com certeza por que os animais começaram a se proteger com conchas duras ou exoesqueletos naquele momento da história, mas os paleontólogos olham seu surgimento como o início da vida na sua forma moderna. O intervalo entre o momento crítico e o presente, ocupando cerca de um oitavo da história total da Terra, foi dividido em três grandes eras, com diversos períodos e épocas alinhados dentro delas.

As divisões no tempo geológico coincidem com as mudanças na fauna e na flora da Terra que são facilmente percebidas do registro fóssil. A primeira grande divisão, a era Paleozoica (o nome significa "animais velhos"), estende-se desde a primeira aparição de animais com esqueletos duros de 542 Maa até o evento de maciça extinção no fim do período Permiano, 251 Maa. A era Mesozoica ("animais do meio", também conhecida como a Era dos Répteis, em homenagem aos animais que dominavam a Terra naquela época), estendeu-se de 251 a 65 Maa. Seu fim também coincidiu com a extinção maciça de táxons inteiros de animais, incluindo os dinossauros. Estamos vivendo na era Cenozoica ("animais recentes", também conhecida como Era dos Mamíferos), que se estende de 65 Maa até o presente. O tempo do início da era Cenozoica até o início da Era do Gelo, 2 Maa, é normalmente chamado de período Terciário.

A maioria dos tipos de organismos presentes durante a era Paleozoica já se foram. A era Mesozoica foi o tempo da evolução inicial de muitos grupos contemporâneos proeminentes, como as plantas com flores, os mamíferos e os insetos modernos, mas a maioria da biodiversidade contemporânea é produto do passado recente. A diversificação evolutiva da vida continuou

FIG. 21.3 Muitos habitantes dos mares no início da era Paleozoica tinham conchas exteriores duras. Esta reconstrução mostra diversos invertebrados representando esponjas, vermes segmentados e artrópodes, bem como muitas formas que não deixaram descendentes nas faunas posteriores. Pintura de D. W. Miller; de D. Erwin, J. Valentine e D. Jablonski, *Am. Sci.* 85(2):126–137 (1997).

ininterruptamente, para a maioria, durante os últimos 65 milhões de anos da era Cenozoica, o tempo mais relevante para os sistemas ecológicos contemporâneos.

A deriva continental influencia a geografia da evolução

A superfície da Terra não tem descansado através de sua história. Os continentes são ilhas de rocha de baixa densidade flutuando sobre o material mais denso do interior da Terra. As gigantescas correntes de convecção no material semiderretido do manto subjacente carrega os continentes como gigantescas toras de madeira na superfície do oceano. Algumas vezes, no passado, os continentes coalesceram, em outros períodos se separaram. Este movimento de massas ao longo da superfície da Terra, chamado de **deriva continental**, tem duas consequências importantes para os sistemas ecológicos. Primeiro, as posições dos continentes e das grandes bacias oceânicas influenciam profundamente os padrões climáticos. Segundo, a deriva continental cria e quebra barreiras à dispersão, alternativamente conectando e desconectando biotas em evolução em diferentes regiões da Terra.

Mais para o fim da era Paleozoica, cerca de 250 Maa, os continentes se juntaram numa gigantesca massa conhecida como **Pangeia** (Fig. 21.4). Por volta de 150 Maa, Pangeia separou-se numa massa de terra do norte, conhecida como **Laurásia**, e uma no sul, conhecida como **Gonduana**, com o Oceano Tétis no espaço entre elas. Cerca de 100 Maa, Gonduana ela própria começou a se quebrar em três partes: Gonduana do Oeste, incluindo as atuais África e América do Sul, as quais estavam, elas próprias, começando a se separar; Gonduana do Leste, incluindo a Antártida e a Austrália; e a Índia, que tinha se separado da atual África e foi derivando em direção a uma colisão com a Ásia, que finalmente ocorreu cerca de 45 Maa.

Pelo fim da era Mesozoica (65 Maa), a América do Sul e a África já estavam completamente separadas. A conexão entre a Austrália e a América do Sul através da Antártida temperada finalmente se dissolveu 50 Maa. Aproximadamente cerca da mesma época, no Hemisfério Norte, o oceano Atlântico se expandindo separou a Europa e a América do Norte, mas uma ponte de terra já tinha se formado 70 Maa no outro lado do mundo, entre a América do Norte e a Ásia. Os eventos mais recentes de significância foram o fechamento do Oceano Tétis, pela união da Europa e África cerca de 17 Maa, e a completação da ponte de terra entre as Américas do Sul e do Norte, 3–6 Maa.

Os movimentos continentais afetaram profundamente o clima bem como a biogeografia. A Austrália, por exemplo, derivou em direção ao norte através de diferentes zonas climáticas, movendo-se de um clima mais úmido e mais temperado no fim do Mesozoico para sua zona climática dos dias atuais, principalmente subtropical e árida. Numa escala maior, as posições mutantes dos continentes alteraram os padrões de circulação dos oceanos e da distribuição do calor através da superfície da Terra. No início da era Cenozoica, a Antártida derivou para o Polo Sul, e o

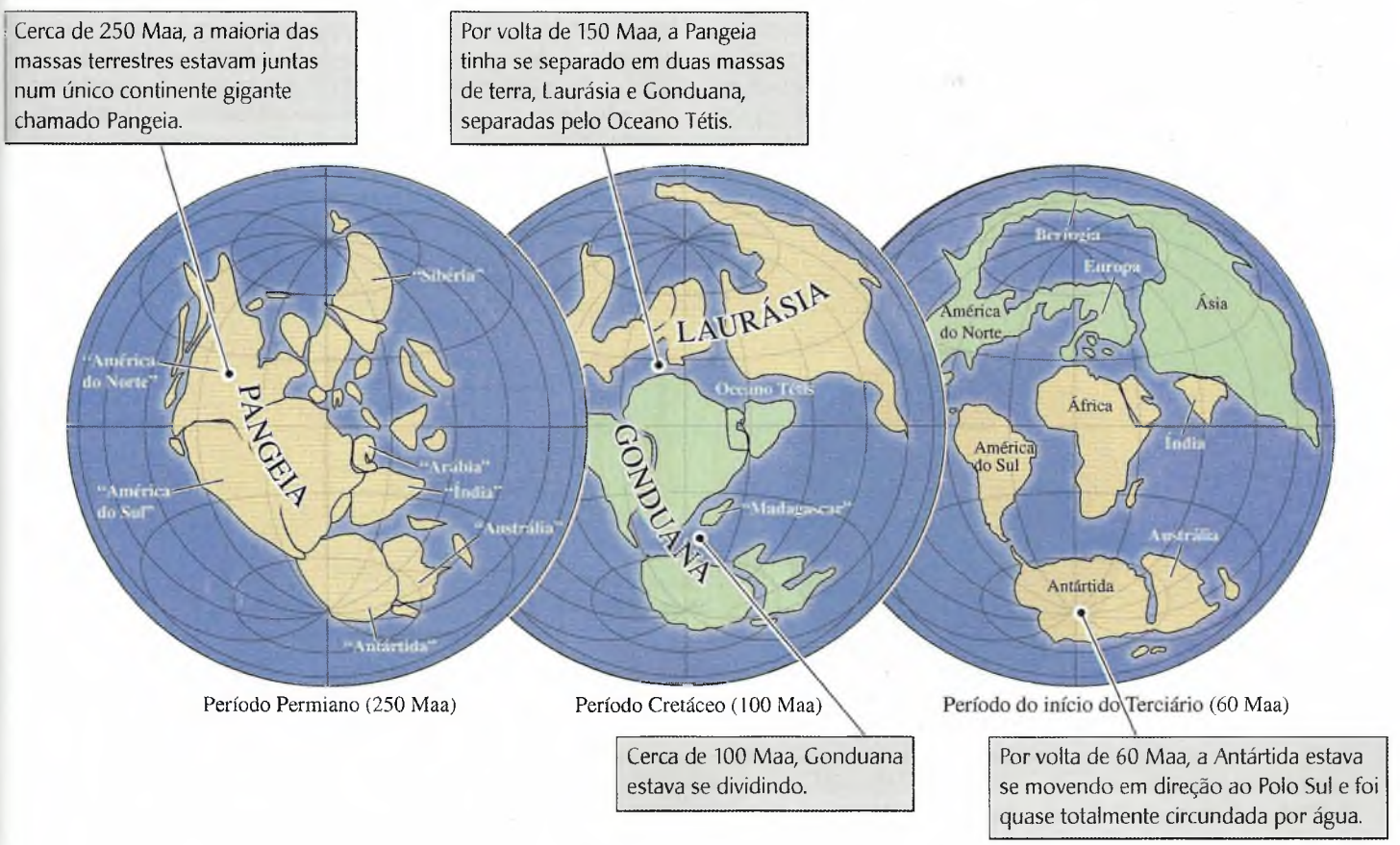


FIG. 21.4 As posições dos continentes mudaram ao longo do tempo geológico. No fim da era Paleozoica, cerca de 250 Maa, os continentes formavam uma única massa de terra, conhecida como Pangeia. A deriva subsequente dos continentes até suas posições atuais isolou as biotas das regiões biogeográficas distintas. Segundo E. C. Pielou, *Biogeography*, Wiley, New York (1979).

oceano Ártico se tornou quase todo cercado pela América do Norte e Eurásia, causando temperaturas mais frias nas altas latitudes. A separação da Antártida da Austrália e da América do Sul estabeleceu uma corrente oceânica circumpolar em torno da Antártida e esfriou ainda mais a região. A formação do istmo do Panamá, cerca de 3 Maa, finalmente fechou o movimento de água entre o Pacífico tropical e o Atlântico.

As regiões biogeográficas refletem o isolamento evolutivo de longo prazo

Muitos detalhes da deriva continental ainda precisam ser resolvidos, particularmente em áreas complicadas como a do Mar do Caribe, a Australásia e a região do golfo do Mar Mediterrâneo–Persa. Contudo, a história das conexões entre os continentes persiste nas distribuições de animais e plantas. Temos apenas que olhar para a distribuição das aves ratitas sem voo para ver a conexão entre os continentes do sul que formavam Gonduana. Os emus e os casuares na Austrália e Nova Guiné, as emas na América do Sul, os avestruzes na África e os extintos moas da Nova Zelândia, todos descendem de um ancestral comum que habitava Gonduana antes de ela se dividir (Fig. 21.5). A separação de uma população ancestral amplamente distribuída pela deriva continental, ou alguma outra barreira à dispersão, é denominada **vicariância**.

As distribuições de animais levaram Alfred Russel Wallace a delinear seis grandes regiões zoogeográficas, que são reconhecidas até hoje (Fig. 21.6). Agora sabemos que estas regiões correspondem às massas de terra isoladas há muitos milhões de anos pela deriva continental. Durante o processo de isolamento, os animais e as plantas em cada região desenvolveram características distintas, independentemente das mudanças evolutivas em outras regiões. Os botânicos reconhecem seis grandes regiões biogeográficas com limites que coincidem muito proximamente com os das regiões zoogeográficas. Além disso, os botânicos distinguem a flora incomum da região do Cabo na África do Sul como a Província Florística do Cabo.

As **regiões Neártica** e **Paleártica**, correspondendo aproximadamente à América do Norte e à Eurásia, respectivamente, mantiveram conexões ao longo do que é hoje a Groenlândia ou o Estreito de Bering entre o Alasca e a Sibéria durante a maior parte dos últimos 100 milhões de anos. Consequentemente, estas duas áreas compartilham muitos grupos de animais e plantas. As florestas europeias parecem semelhantes aos viajantes da América do Norte, e vice-versa; poucas espécies são as mesmas, mas ambas as regiões têm representantes de muitos dos mesmos gêneros e famílias.

Os continentes do Hemisfério Sul, incluindo a África (a **Região Afrotropical**, ou *Região Etiopiana*), a América do Sul (a **Região Neotropical,** incluindo a América Central e as West Indies tropicais) e a Austrália e a Nova Guiné (a **Região Australasiana**), passaram por longas histórias de isolamento do resto do mundo terrestre, durante os quais muitas formas distintas de vida se desenvolveram. Por exemplo, uma linhagem distinta de mamíferos, denominada Afrotéria, evoluiu e se diversificou no continente da África enquanto estava isolada de outras massas de terra entre 100 e 20 Maa. Este grupo inclui, entre os mamíferos vivos, os elefantes e os musaranhos-elefantes, tanreques, porcos-da-terra, híraces e peixes-boi. Após a África ter derivado em direção ao norte para se conectar com as massas de terra da Eurásia, os elefantes se dispersaram para outras regiões do mundo, incluindo América do Norte (mamutes e mastodontes). Naturalmente, outras espécies de animais se moveram na outra direção, para povoar a África com primatas, carnívoros, ungulados e roedores.

A **Região Indomalásia**, ou *Região Oriental*, compreende a biota do sudeste da Ásia e Índia, que estavam isolados das áreas tropicais da África e da América do Sul. Como poder-se-ia esperar, a Ásia temperada (Paleártica) e a tropical (Indomalásia) têm afinidades mais próximas do que a América do Norte temperada (Neártica) e a América do Sul trópica (Neotrópico) por causa da conexão contínua de terra entre elas. De fato, as florestas temperadas da Ásia contêm uma alta percentagem de espécies de árvores descendentes das áreas tropicais, enquanto as da Amé-

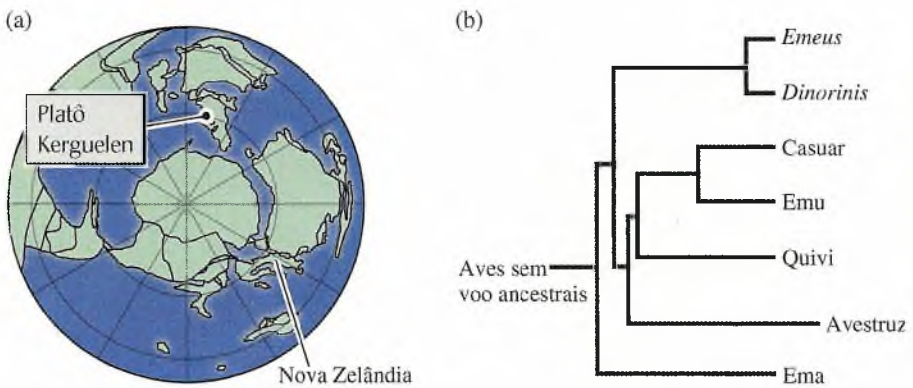


FIG. 21.5 As linhagens das aves ratitas estavam separadas pela fragmentação de Gonduana. (a) O Hemisfério Sul, 80 Maa, mostrando as posições das massas de terra à medida que Gonduana se separava. (b) Os ancestrais das aves ratitas uma vez ocuparam a área através da massa de terra contínua de Gonduana. As relações evolutivas destas aves sem voo têm sido construídas das sequências de DNA, incluindo um DNA "ancestral" obtido dos fósseis dos moas extintos da Nova Zelândia. As emas se isolaram cerca de 89 Maa com a separação da América do Sul de Gonduana. A formação de três linhagens levando a (1) moas (*Emeus* e *Dinorinis*), (2) emu, casuares e quivis, e (3) avestruzes ocorreu cerca de 82 Maa com a separação da Nova Zelândia de Gonduana. Os quivis aparentemente chegaram lá mais tarde por dispersão sobre a água. Os avestruzes devem ter saltado das ilhas ao longo do Platô Kerguelen (agora em sua maior parte embaixo da água), da Índia e de Madagascar até a África. Segundo A. Cooper et al., *Nature* 409:704–707 (2001).

FIG. 21.6 As grandes regiões zoogeográficas da Terra estão baseadas na distribuição dos animais. Este esquema, que é amplamente aceito hoje, originou-se de Alfred Russel Wallace, em 1876. As regiões biogeográficas baseadas nas distribuições de plantas são semelhantes.

rica do Norte temperada têm poucas dessas espécies (entre aquelas poucas, contudo, estão a *Catalpa* e *Asimina*).

Uma conexão de terra entre as américas do Norte e do Sul através do istmo do Panamá formou-se durante a época do Plioceno, cerca de 3 Maa. Embora alguns táxons tenham saltado de ilha para ilha entre os continentes antes daquela época, a ponte de terra permitiu a troca de muitos táxons, como mostrado para os mamíferos na Fig. 21.7. A troca foi desigual, contudo. Mais linhagens norte-americanas entraram na América do Sul do que o contrário, e alguns dos grupos da América do Norte diversificaram-se e podem ter causado a extinção de muitas espécies endêmicas sul-americanas, incluindo a rica fauna de mamíferos marsupiais.

A mudança do clima influencia as distribuições de organismos

Os padrões climáticos da Terra em última instância dependem da energia do Sol, que aquece terras e mares e evapora as águas. As corrente oceânicas, restritas pelas posições dos continentes, distribuem aquele calor pela superfície da Terra (veja o Capítulo 4). Quando as regiões polares são ocupadas por massas de terras ou oceanos fechados, como são hoje, podem tornar-se muito frias. O gelo tem um alto albedo e reflete a maior parte da luz e do calor que recebe, intensificando ainda mais o frio. Mas as regiões polares não foram sempre frias como são hoje. Elas sempre receberam relativamente pouca energia solar. No passa-

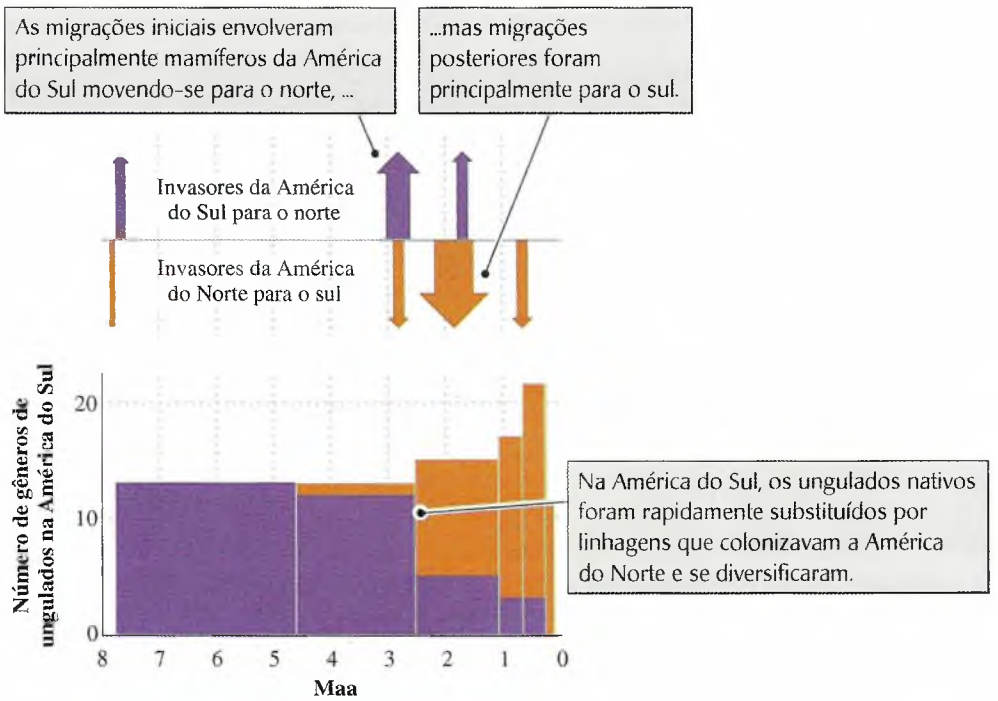


FIG. 21.7 A formação do istmo do Panamá resultou no intercâmbio entre as biotas das Américas do Norte e do Sul. Os dados resumidos aqui são para os mamíferos, que deixaram um registro fóssil detalhado. Dados de D. S. Webb, *Paleobiology* 2:220–234 (1976).

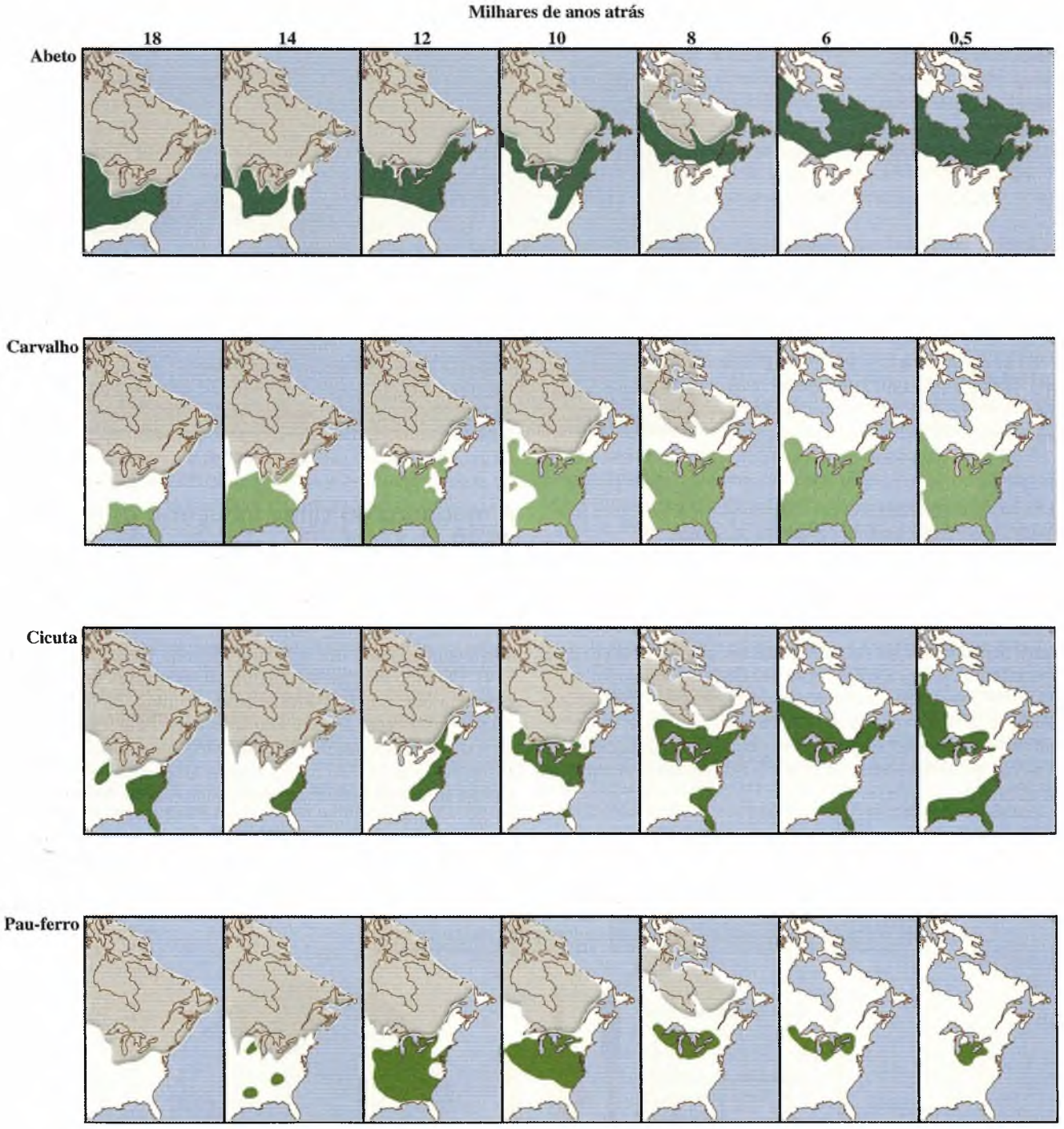


FIG. 21.8 A mudança de clima após a glaciação mais recente causou substituições nas distribuições de árvores. Os mapas mostram as rotas de migração de cinco tipos de árvores no leste da América do Norte, dos refúgios glaciais que elas ocupavam há 18.000 anos até as distribuições atuais. Note que as rotas de migração para as cinco espécies diferem. Dessa forma, os grupos de espécies que diferem das comunidades atuais teriam crescido juntos em tempos diferentes. Segundo G. L. Jacobson, T. Webb, III, e E. C. Grimm, *in* W. F. Ruddiman e H. E. Wright, Jr. (eds.), *North America during Deglaciation*, Geological Society of America, Boulder, CO (1987), pp. 277–288.

do, contudo, quando estiveram cobertas por oceanos que se estendiam até as áreas tropicais, as correntes oceânicas distribuíam o calor mais homogeneamente, e os climas temperados se estendiam até próximo dos polos.

Entre 50 e 35 Maa, grandes partes da América do Norte e da Europa eram tropicais. Sabemos dos restos fósseis de plantas que as florestas tropicais atingiram até o Canadá, e que as florestas temperadas quentes cobriram a ponte do Estreito de Bering. A conexão antártica de terra entre a América do Sul e a Austrália sustentou uma vegetação e vida animal temperada luxuriantes. Contudo, à medida que a Antártida derivou para o Polo Sul durante a última metade da era Cenozoica, e como a América do Norte e a Eurásia gradualmente envolviam o Oceano Polar do norte, os climas da Terra se diferenciaram mais for-

temente. Os ambientes tropicais se contraíram numa zona estreita próximo do equador, e as zonas climáticas temperadas e boreais se expandiram.

Estas mudanças de clima têm efeitos profundos nas distribuições geográficas de plantas e animais. Uma consequência da tendência de resfriamento nas altas latitudes foi a retração de plantas e animais que não conseguem tolerar o congelamento até as latitudes mais baixas. Esta mudança na distribuição resultou numa maior distinção entre as biotas temperadas e tropicais. Trinta e cinco milhões de anos atrás, o que é agora a América do Norte temperada sustentou uma mistura de formas temperadas e tropicais crescendo lado a lado. Hoje estas plantas e animais ocupam zonas climáticas diferentes. Assim, uma maior estratificação do clima se combinou com uma maior estratificação da biota.

Cerca de 2 Maa, o resfriamento gradual da Terra deu margem a uma série de oscilações dramáticas do clima que tiveram efeitos igualmente dramáticos nos *habitats* e nos organismos na maior parte do mundo. Esta foi a Era do Gelo, ou época do Pleistoceno. Os períodos alternados de resfriamento e aquecimento levaram a um avanço e retração das calotas de gelo nas altas latitudes em grande parte do Hemisfério Norte e causaram ciclos de climas frios e secos, e climas quentes e úmidos, nos trópicos. As calotas de gelo chegaram até o sul de Ohio e Pensilvânia na América do Norte e cobriram grande parte do norte da Europa, empurrando as zonas de vegetação para o sul, possivelmente restringindo as florestas tropicais a refúgios isolados, onde as condições permaneciam úmidas, e geralmente rompendo comunidades biológicas por todo o mundo.

Um exemplo notável deste rompimento é a migração das árvores de floresta no leste da América do Norte e Europa. No extremo do período glacial mais recente, muitas espécies de árvores estavam restritas aos refúgios do sul, mas após o gelo começar a retroceder, cerca de 18.000 anos atrás, as florestas começaram a se espalhar para o norte novamente. Os grãos de pólen depositados nos lagos e brejos deixados pelas geleiras retrocedendo registram as idas e vindas das espécies de plantas. Estes registros mostram que a composição das associações de plantas mudou à medida que as espécies migraram por diferentes rotas pela paisagem.

As migrações de algumas espécies de árvores representativas de seus refúgios no sul estão mapeadas na Fig. 21.8. A distribuição de abetos mudou para o norte seguindo as geleiras em retração. Os carvalhos se expandiram para fora de seus refúgios no sul para cobrir a maior parte do leste da América do Norte temperada, desde o sul do Canadá até a costa do Golfo. Alguns pinheiros tinham refúgios glaciais nas Carolinas, e suas distribuições mudaram para norte e oeste, onde estão atualmente centrados próximo aos Grandes Lagos. Os pinheiros agora distribuídos ao longo do Atlântico, e das terras baixas da Costa do Golfo do sudoeste dos Estados Unidos, resistiram ao período glacial mais ao sul, na Flórida e nas Bahamas. As cicutas tiveram um refúgio mais restrito nos vales das Montanhas Apalachianas e estenderam-se para o norte e através das montanhas até a Pensilvânia, Nova York e Nova Inglaterra. O pau-ferro se expandiu para fora dos pequenos refúgios nos estados do Golfo para cobrir a maior parte do leste da América do Norte de 12.000 a 10.000 anos atrás, e então se retraiu com um aquecimento climático adicional para a sua presente abrangência centrada em Michigan e sul de Ontário.

Com esse movimento em resposta à mudança do clima, a composição das florestas nos últimos 18.000 anos incluiu combinações de espécies que não ocorrem em parte alguma do leste da América do Norte atualmente; inversamente, algumas das combinações de espécies que ocorrem no presente não ocorriam no passado. Para algumas espécies, o ambiente mudou tão rapidamente durante os ciclos do Pleistoceno de expansão e retração glacial que elas desapareceram completamente.

As florestas da Europa sofreram da dispersão das geleiras até mais do que aquelas da América do Norte, porque as populações estavam bloqueadas em direção ao sul pelos Alpes e pelo Mar Mediterrâneo. Diversas espécies de árvores do norte da Europa se extinguiram. Muitas espécies que sobreviveram ficaram restritas aos refúgios no sul da Europa, a partir dos quais se expandiram após as geleiras retrocederem, começando há cerca de 18.000 anos (Fig. 21.9). Os ecólogos dinamarqueses Jens-Christian Svenning e Fleming Skov estimaram as abrangências potenciais das espécies de árvores na Europa a partir dos climas das áreas que ocupam hoje, uma abordagem conhecida como modelagem de nicho ecológico (veja o Capítulo 10). Usando uma combinação de distribuição de população e idades climáti-

FIG. 21.9 Carvalhos decíduos na Europa mudaram suas distribuições após o fim do período glacial mais recente. (a) Os carvalhos estavam presentes somente em uns poucos refúgios na região do Mediterrâneo durante o pico da glaciação mais recente há 18.000 anos, e ausentes de outras partes da Europa amostrada. (b) Os carvalhos se expandiram a partir daqueles refúgios após as geleiras retrocederem. (c) A expansão dos carvalhos atingiu seu máximo cerca de 6.000 anos atrás. Os registros são baseados nos depósitos de pólen em lagos rasos e pequenos lagos rasos. Segundo P. Taberlet e R. Cheddadi, *Science* 297:2009–2010 (2002).

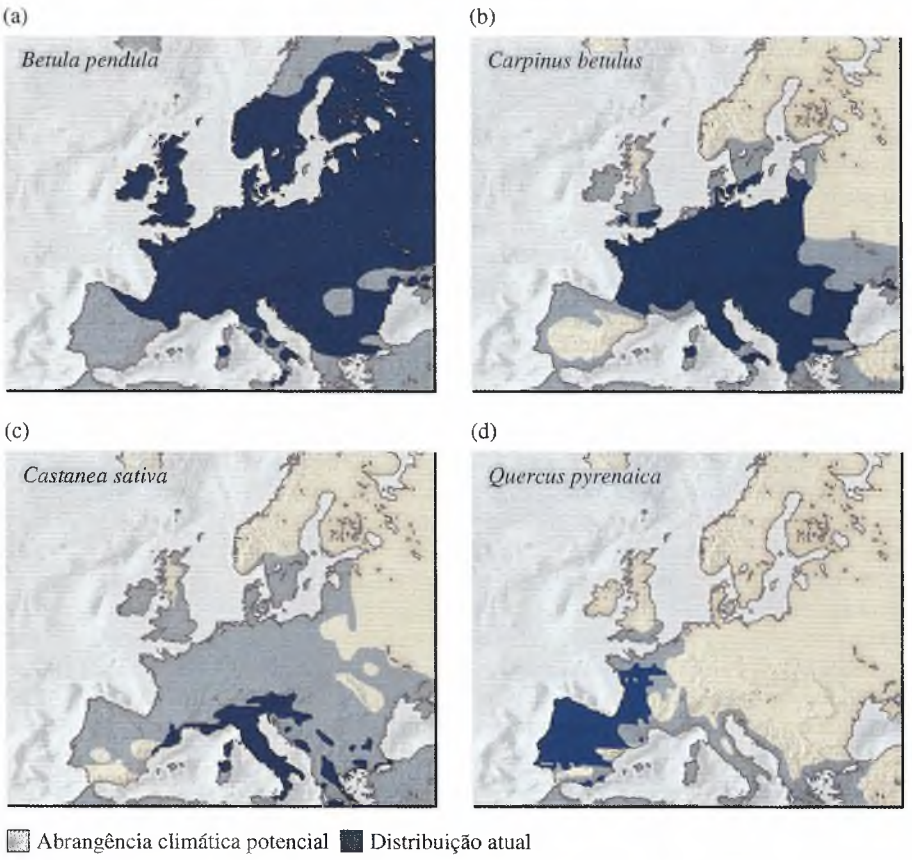


FIG. 21.10 Algumas espécies de árvores na Europa avançaram, com alcances variados, para áreas ecologicamente adequadas após a glaciação mais recente. O vidoeiro-prateado (*Betula pendula*, a) foi capaz de se expandir tão rapidamente quanto os ambientes adequados se desenvolveram para o norte, e a faia-azul (*Carpinus betulus*, b) quase tanto. Contudo, a nogueira-doce (*Castanea sativa*, c) e especialmente o carvalho-pardo (*Quercus pyrenaica*, d) não conseguiram se dispersar para todas as áreas de clima adequado. Ambos produzem grandes sementes que não podem ser transportadas por distâncias longas. Segundo J.-C. Svenning e F. Skov, *Ecol. Lett.* 7:565–573 (2004).

cas, eles estimaram um envelope ecológico — isto é, combinações de condições sob as quais cada espécie poderia sustentar uma população. Então mapearam as distribuições atuais de condições adequadas para aquelas espécies (Fig. 21.10). Descobriram que muitas espécies de árvores ainda não se expandiram completamente para suas abrangências potenciais. Estas descobertas sugerem que a flora europeia ainda não retornou a um estado de equilíbrio.

Organismos em ambientes semelhantes tendem a convergir em forma e função

Assim como um longo período de isolamento tem levado à evolução de formas únicas de vida em muitas regiões da Terra, condições ambientais semelhantes em cada uma destas regiões levaram à evolução de soluções semelhantes para problemas comuns. As plantas que habitam áreas nos climas subtropicais no México e no leste da África têm origens evolutivas diferentes, refletindo mais de 100 milhões de anos de isolamento, mas compartilham formas de crescimento semelhantes e adaptações às condições áridas (veja a Fig. 5.1). Assim, as histórias evolutivas e afinidades taxonômicas diferentes da biota das regiões da Terra estão parcialmente veladas pela convergência na forma e função.

A **convergência** é o processo pelo qual espécies não aparentadas, vivendo sob condições ecológicas semelhantes, evoluem para se assemelhar umas às outras mais do que seus ancestrais o fizeram. Por exemplo, muitas duplas de espécies de mamíferos da África e das florestas pluviais da América do Sul apresentam semelhanças íntimas a despeito de suas histórias evolutivas diferentes (Fig. 21.11). As plantas e os animais dos desertos da América do Norte e do Sul assemelham-se uns aos outros morfologicamente mais do que se esperaria considerando suas diferentes origens filogenéticas. As similaridades também foram notadas no comportamento e na ecologia dos lagartos australianos e norte-americanos, a despeito do fato de que pertencem a famílias diferentes e evoluíram independentemente por talvez 100 milhões de anos. Os golfinhos e os pinguins evoluíram de ancestrais terrestres, mas ambos têm formas de corpo mais proximamente semelhantes às do atum, cujo estilo de nado eles compartilham.

A convergência reforça nossa crença de que as adaptações se conformam a certas regras gerais que governam a estrutura e a função na relação do ambiente. Contudo, estudos detalhados frequentemente apresentam diferenças notáveis entre as plantas e os animais em ambientes relativamente semelhantes. A despeito da notável convergência entre as comunidades habitantes de deserto, por exemplo, o antigo Deserto Monte da América do Sul (Argentina) não possui roedores bipedais, sementívoros e independentes da água como os ratos-canguru da América do Norte ou os gerbilos da Ásia. Entre as rãs e sapos, diversas formas sul-americanas levaram a adaptação aos ambientes do deserto um passo além do que as suas contrapartes da América do Norte. Eles constroem ninhos de espuma para proteger seus ovos da dessecação.

O equilíbrio relativo entre a história evolutiva e o ambiente na determinação do resultado da evolução e na montagem das comunidades biológicas não foi ainda completamente resolvido. Falando genericamente, contudo, a convergência de forma e função sob condições ambientais semelhantes é um princípio amplamente aplicável na ecologia e na biologia evolutiva. Este princípio pode ser testado localmente pelo exame das adaptações das espécies com diferentes histórias evolutivas no mesmo ambiente. Por exemplo, David Ackerly, da Universidade

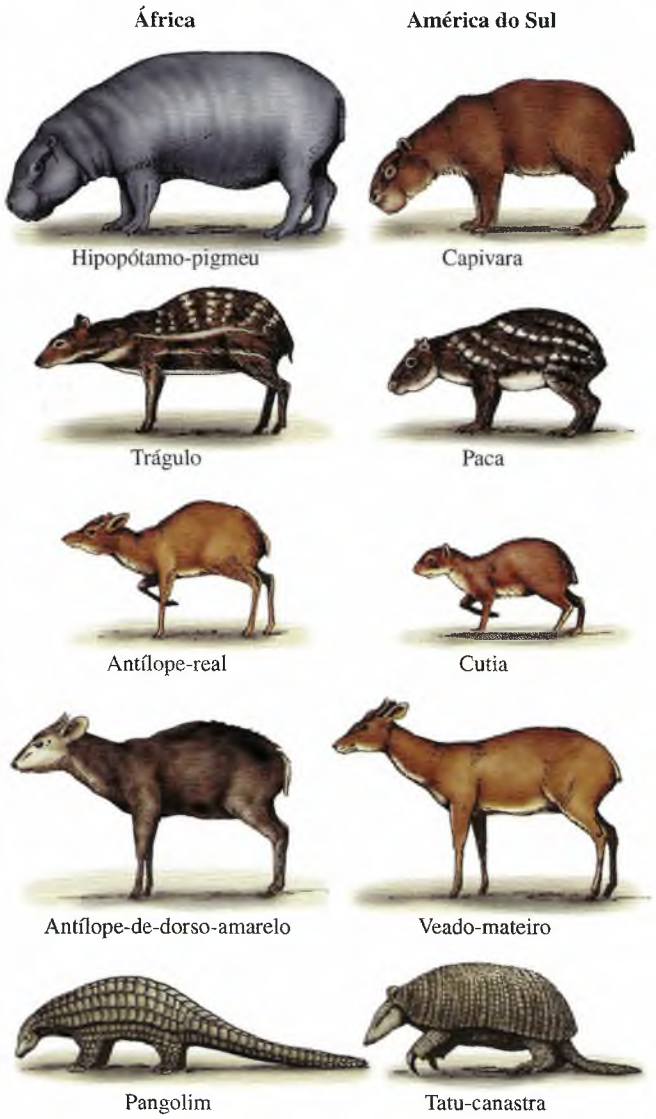


FIG. 21.11 Pares de mamíferos de floresta pluvial, não aparentados, africanos e sul-americanos, com estilos de vida e adaptações semelhantes, mostrando uma notável convergência. Cada par está desenhado na mesma escala. Segundo F. Bourliere, *in* B. J. Meggars, E. S. Ayensu e W. D. Duckworth (eds.), *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. A Comparative Review*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. (1973), pp. 279–292.

da Califórnia em Berkeley, comparou o tamanho da folha e a área de folha padronizada (SLA, área de folha por grama de tecido de folha) em 12 linhagens evolutivas dos arbustos de chaparral e seus parentes mais próximos fora do chaparral. Os arbustos de chaparral tipicamente têm folhas pequenas e grossas. À medida que as linhagens do bioma do chaparral fizeram a transição para o clima mediterrâneo, a SLA, mas não o tamanho da folha, foi significativamente reduzida em diversas delas. A maioria dessas mudanças adaptativas ocorreu em linhagens originalmente de *habitats* frios e úmidos; as linhagens de plantas de ambientes subtropicais mais quentes caracteristicamente têm folhas pequenas, que foram portanto pré-adaptadas para se moverem para climas mediterrâneos à medida que se formaram na Califórnia.

Espécies intimamente aparentadas apresentam tanto convergência quanto divergência nas distribuições ecológicas

Os organismos com adaptações semelhantes tendem a prosperar no mesmo tipo de *habitat*. Mas, como vimos, a coexistência de espécies da mesma comunidade depende em parte de elas não competirem tão intensamente que uma seja excluída. Espécies intimamente aparentadas compartilham uma grande parte de suas adaptações por causa de seu ancestral comum. Portanto, poderíamos esperar que tais espécies competissem intensamente quando elas são membros da mesma comunidade. Espécies menos intimamente aparentadas poderiam ter adaptações ligeiramente mais divergentes que as possibilitariam a particionar os recursos de uma comunidade e assim competir menos intensamente. Analogamente, podemos prever que espécies menos intimamente aparentadas deveriam ser capazes de coexistir na mesma comunidade. Espécies aparentadas mais intimamente poderiam apresentar deslocamentos de caractere como adaptações divergentes que permitiriam a elas persistir à medida que ambientes diferentes se desenvolvessem.

A ecóloga da Universidade de Minnesota Jeannine Cavender-Bares e seus colegas testaram estas previsões com espécies de carvalho ao longo de um gradiente de umidade na Flórida. As espécies pertenciam a duas linhagens evolutivas: uma, do carvalho-vermelho, e outra, do carvalho-branco e do carvalho-americano. As espécies de cada uma destas linhagens foram distribuídas amplamente ao longo do gradiente de umidade (Fig. 21.12). Os pesquisadores descobriram que espécies diferentes de carvalho-vermelho não estavam presentes no mesmo *habitat*, mas espécies diferentes de carvalho-vermelho e branco estavam. Assim, os carvalhos-vermelhos são muito semelhantes uns aos outros tal que não conseguem coexistir facilmente, enquanto os vermelhos e brancos diferem o bastante para permitir viverem juntos. Os atributos evolutivamente conservados, associados com as posições diferentes das espécies em cada linhagem, junto com o gradiente ambiental são características estruturais primordiais das folhas e da madeira que influenciam a vulnerabilidade ao congelamento. Os atributos adaptáveis que convergem de imediato, e proporcionam a algumas espécies de carvalhos-vermelhos e brancos viverem juntas, incluem o rebrotamento de rizoma e a taxa de crescimento. Estes atributos influenciam a rapidez com que as árvores se recuperam de um incêndio. Como a frequência dos incêndios varia ao longo do gradiente de umidade, faz sentido que espécies na mesma posição do gradiente de umidade tenham adaptações semelhantes ao fogo.

A influência das relações evolutivas na montagem da comunidade também aparece num experimento de Hafiz Maherali e John Klironomos, da Universidade de Guelph. Estes pesquisadores cultivaram tanchagens (*Plantago lanceolata*) junto com oito espécies de fungos micorrizais. A espécie fúngica pertencia ou a uma única família taxonômica (Gigasporaceae ou Glomeraceae), ou estava misturada quatro a quatro com cada família. As comunidades de fungos micorrizais retiveram mais espécies após um ano, quando o solo original continha uma mistura de espécies de ambas as famílias. Ao adicionar espécies de uma terceira família (Acaulosporaceae), a diversidade aumentou ainda mais do que nas comunidades fúngicas (Fig. 21.13). Assim, entre os fungos micorrizais, somente um número limitado de espécies da mesma família pode coexistir, mas espécies de famílias diferentes presumivelmente exercem efeitos competitivos mútuos mais fracos. Incidentalmente, quanto mais espécies de

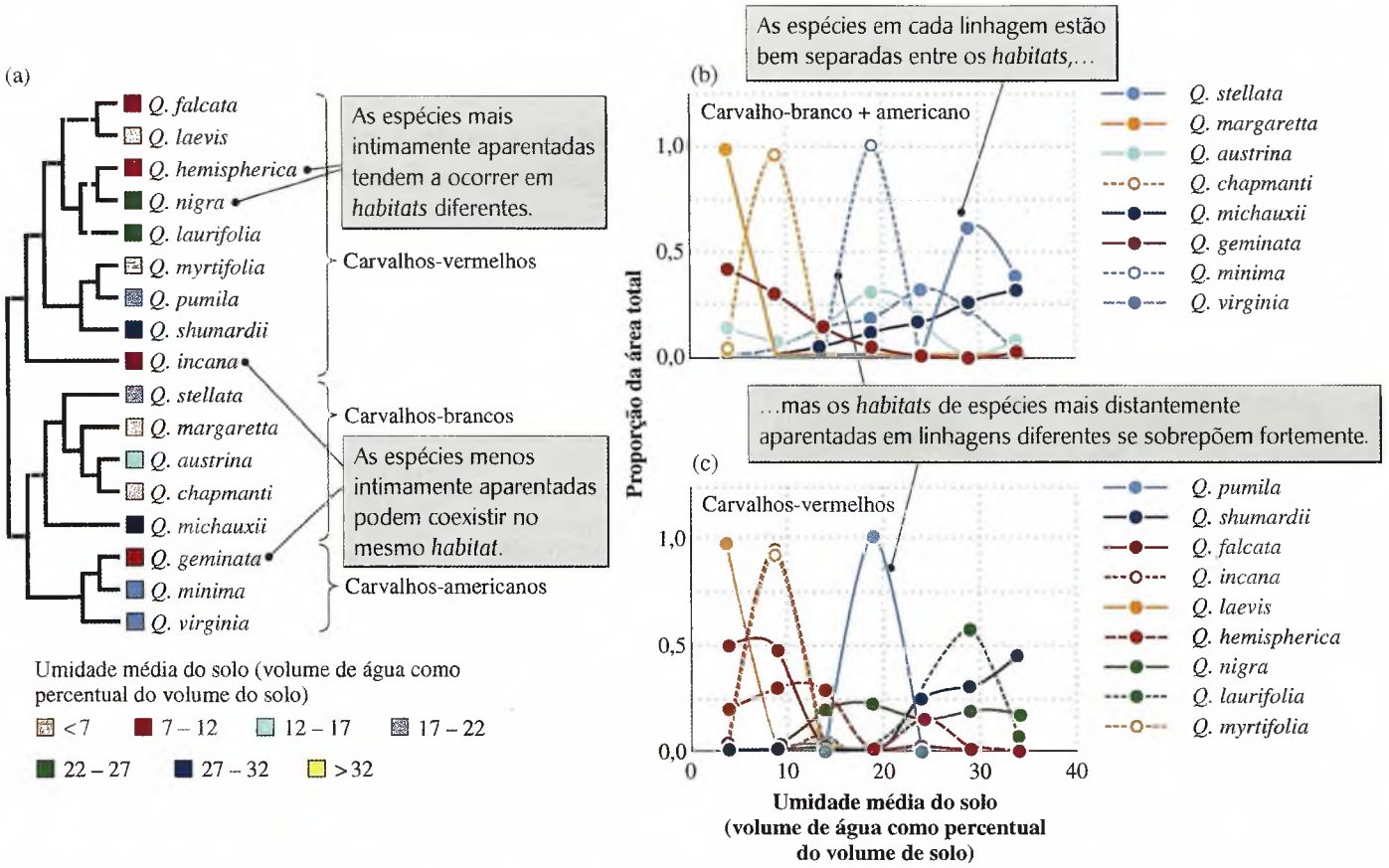


FIG. 21.12 Espécies de carvalho intimamente aparentadas se excluem mutuamente de comunidades locais. (a) Diagrama das relações evolutivas de espécies de carvalho (*Quercus*) encontradas em *habitats*, com condições de umidade variáveis no solo, no centro-norte da Flórida. (b, c) Distribuições de espécies de (b) linhagens de carvalho-branco e carvalho-americano e (c) linhagens de carvalho-vermelho ao longo do gradiente de umidade. Segundo J. Cavender-Bares et al., *Am. Nat.* 163:823–843 (2004).

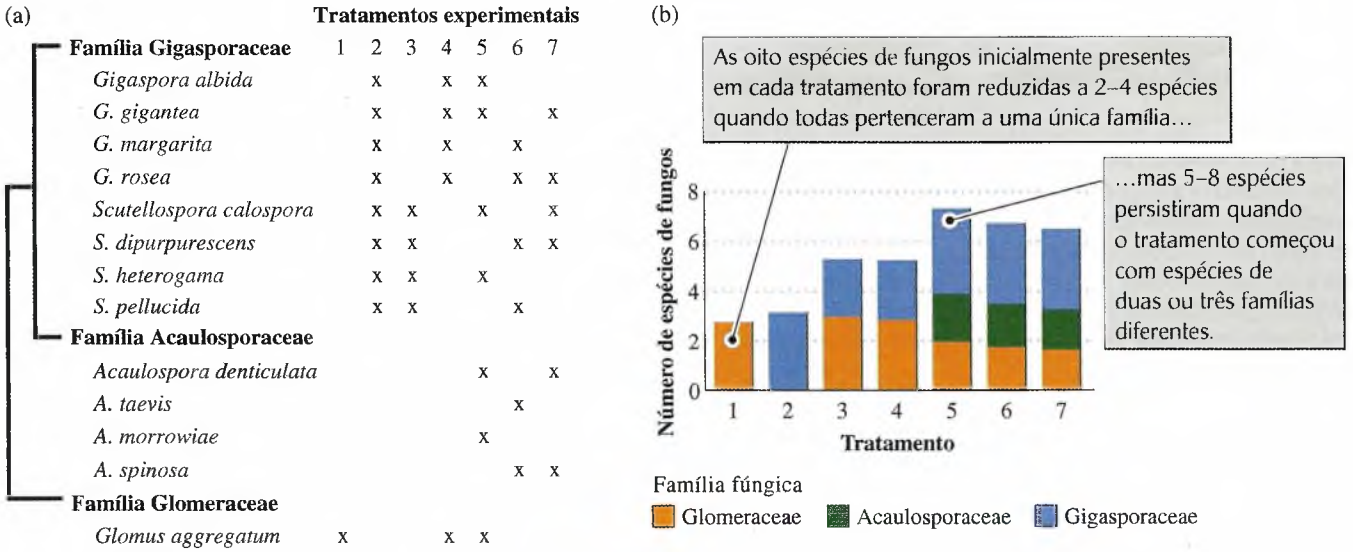


FIG. 21.13 As espécies menos intimamente aparentadas de fungos micorrizais têm uma probabilidade maior de coexistir. Os pesquisadores cultivaram diferentes combinações de espécies de fungos micorrizais com plantas hospedeiras (*Plantago lanceolata*). (a) Diagrama das relações evolutivas dos fungos micorrizais de três famílias taxonômicas usadas nos tratamentos experimentais. (b) Número de espécies fúngicas presentes em cada tratamento após um ano. Segundo H. Maherali e J. N. Klironomos, *Science* 316:1746–1748 (2007).

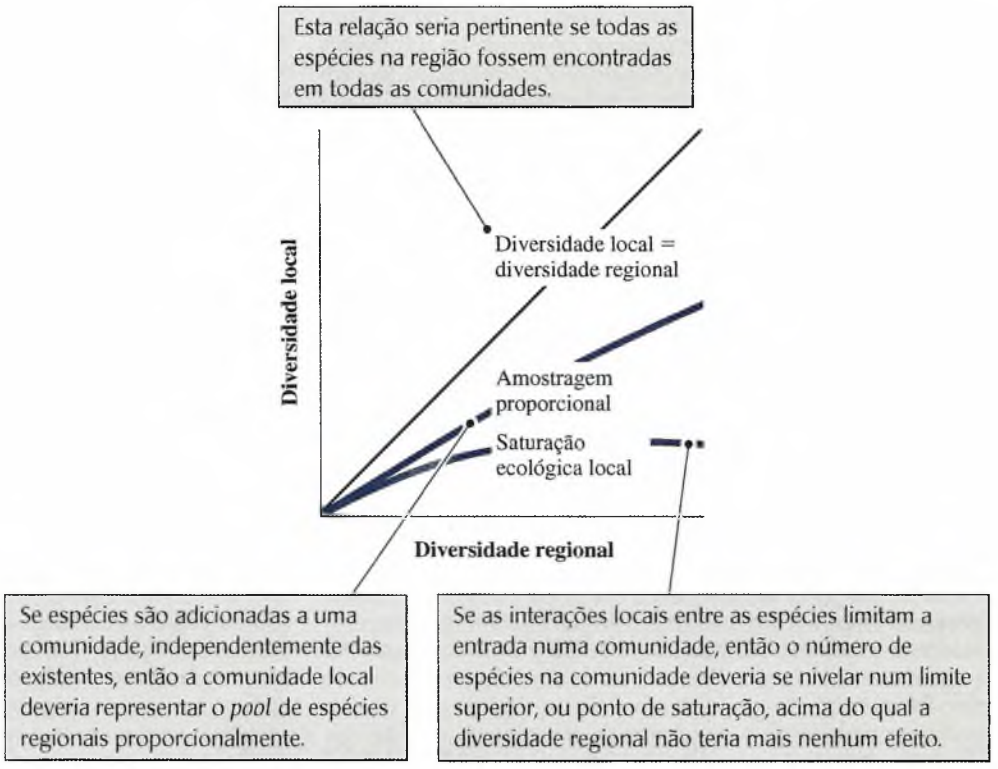


FIG. 21.14 A hipótese de saturação pode ser testada relacionando-se as diversidades local e regional.

fungos estão presentes, mais elas estimulam o crescimento da planta, demonstrando as funções complementares das espécies fúngicas nos mutualismos micorriza–planta.

A riqueza de espécies em ambientes semelhantes normalmente falha em convergir entre regiões diferentes

O princípio de convergência se aplica às comunidades assim como às espécies? Se a quantidade de espécies e outros aspectos da estrutura e função da comunidade refletem principalmente as condições ambientais locais, então poderíamos esperar comunidades independentemente derivadas em regiões diferentes que ocupam *habitats* semelhantes terem números semelhantes de espécies, a despeito do número de espécies no *pool* de espécies regional. Além disso, se os processos locais, como a competição, restringem o número de espécies que coexistem, então a riqueza de espécies local num determinado tipo de *habitat* poderia atingir um limite superior, ou *ponto de saturação*. Acima daquele ponto de saturação, aumentos adicionais no *pool* de espécies regional poderiam não aumentar a diversidade local (Fig. 21.14). Inversamente, se os processos regionais também influenciam as comunidades locais, então as diversidades local e regional deveriam variar conjuntamente.

Discutimos a relação entre a diversidade local (dentro do *habitat*) e a regional nas West Indies no Capítulo 20 (veja a Fig. 20.16). Naquela situação, a diversidade local aumentou com o aumento da diversidade regional, mas a substituição de espécies entre os *habitats* (diversidade beta) também aumentou. Assim, aparentemente, espécies podem ser adicionadas às comunidades locais à medida que o *pool* regional aumenta, mas se associar a uma comunidade local também se torna mais difícil à medida que seu número de espécies cresce.

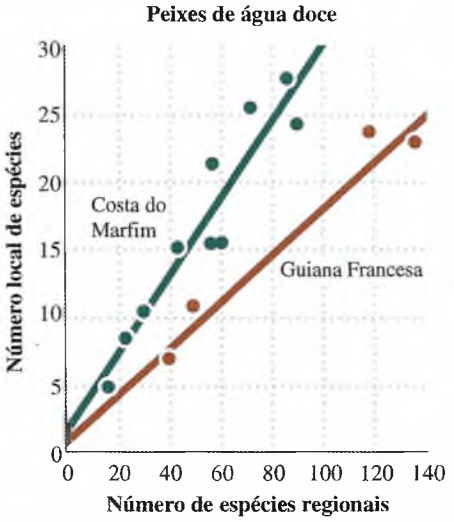


FIG. 21.15 O número de espécies em comunidades de peixes tropicais varia em proporção aos *pools* de espécies regionais. Os dados da Costa do Marfim, no oeste da África, e Guiana Francesa, no norte da América do Sul, claramente indicam que estas comunidades não estão saturadas. Segundo B. Huegeny *et al.*, *Oikos* 80:583–587 (1997).

Estudos da relação entre a diversidade local e regional têm geralmente sustentado a ideia de que as comunidades são abertas à invasão quando espécies adicionais são produzidas numa região. Por exemplo, o número de espécies de peixes em pequenos trechos de um córrego (comunidades locais) reflete o *pool* regional de espécies de toda a bacia do rio no norte da América do Sul e oeste da África (Fig. 21.15). O fato de as comunidades locais terem menos espécies do que o *pool* regional confirma a ideia da seleção de espécies, com exclusão competitiva e limitação à dispersão.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Por que há tantas mais espécies de árvores temperadas na Ásia? O *pool* de espécies regional para as florestas decíduas temperadas do leste da América do Norte inclui 253 espécies de árvores, mais do que duas vezes o número encontrado em *habitats* semelhantes na Europa (124). A Ásia temperada do leste, cujo clima também se assemelha àquele do leste da América do Norte, tem 729 espécies de árvores (Fig. 21.16a). Estes números representam a diversidade total de cada região, mas a diversidade local em pequenas áreas de *habitats* uniformes apresenta diferenças semelhantes. Roger Latham, na época um estudante graduado da Universidade da Pensilvânia, pensou compreender por que a diversidade de espécies varia por um fator de quase 6 ao longo dessas três regiões mesmo que as condições ambientais e as formas de crescimento de florestas — principalmente árvores decíduas de folhas largas — sejam semelhantes.

Latham determinou que estes padrões de diversidade refletem as histórias e as posições geográficas únicas das regiões das árvores. A diversidade maior na Ásia resulta parcialmente da proporção de suas espécies (32%) que pertenciam aos gêneros tropicais predominantes. Através do tempo evolutivo, o corredor contínuo de *habitat* de floresta dos trópicos do sudeste da Ásia para o norte permitiu que as plantas e os animais tropicais invadissem e se adaptassem aos ecossistemas temperados. Nas Américas, os trópicos úmidos da América Central estão separados das áreas temperadas úmidas da América do Norte por uma ampla faixa subtropical de condições áridas. Na Europa, o Mar Mediterrâneo e o norte da África árido isolam os ecossistemas temperados da África tropical.

O registro fóssil sugere uma origem antiga para diferença de diversidade entre o leste da América do Norte, a Europa e o leste da Ásia. Quase duas vezes mais gêneros de árvores são encontrados nos fósseis no leste da Ásia do que na América do Norte (veja a Fig. 21.16b), igualando a diferença na diversidade observada hoje. É provável que a geografia mais complexa do leste da Ásia comparado com o leste da América do Norte, assim como a conexão consistente do leste temperado da Ásia com o sudeste da Ásia tropical, resultou numa taxa mais alta de produção de espécies ao longo dos últimos 60 milhões de anos. Mas note que o registro fóssil da Europa inclui muito mais gêneros de árvores do que aqueles da América do Norte, em comparação com o presente. Uma grande proporção dos gêneros europeus se extinguiram durante o resfriamento climático que levou à Era do Gelo, enquanto poucos gêneros das árvores da América do Norte desapareceram. À medida que a Europa esfriou, os Alpes

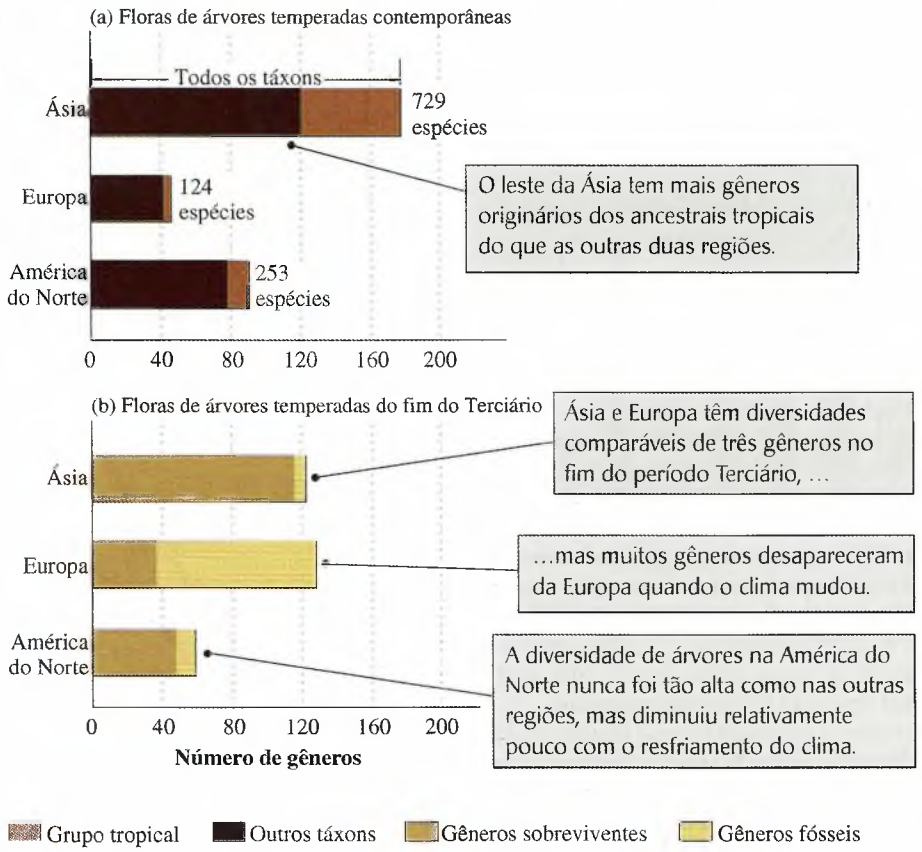


FIG. 21.16 A riqueza de espécies de árvores varia entre as regiões de florestas temperadas nos três continentes. O número de espécies em (a) floras contemporâneas e (b) floras do fim do período Terciário são mostradas. Segundo R. E. Latham e R. E. Ricklefs, *in* R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 294–314.

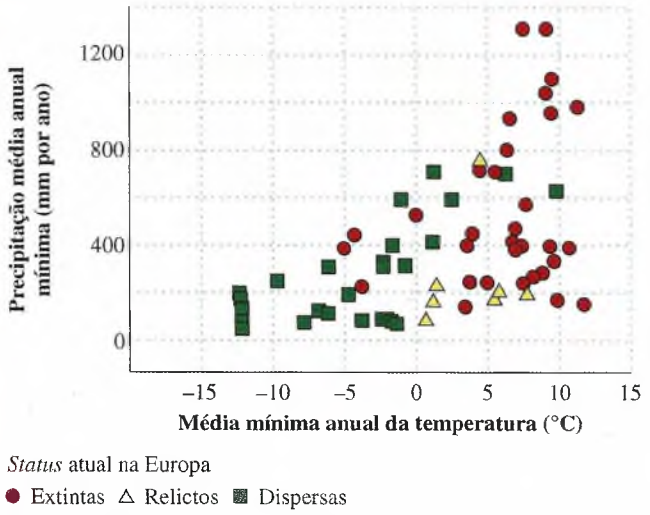


FIG. 21.17 Os gêneros de árvores que desapareceram da Europa durante o fim do Terciário não podiam tolerar temperaturas anuais médias baixas. Os gêneros das árvores encontrados no registro fóssil do Plioceno na Europa, mas que atualmente vivem fora daquela região, não conseguem tolerar temperaturas anuais médias abaixo de 0°C, embora muitos destes gêneros sejam mais tolerantes à seca do que as espécies existentes na Europa. Segundo J.-C. Svenning, *Ecol. Lett.* 6:646–653 (2003).

e o Mar Mediterrâneo colocaram barreiras ao movimento para o sul (veja a Fig. 26.10), e muitos táxons de plantas intolerantes ao frio morreram (Fig. 21.17). Na América do Norte, a migração para o sul para áreas que bordejam o Golfo do México foi sempre possível durante os períodos frios (veja a Fig. 21.8).

Comparadas com estas diferenças nas florestas temperadas, a diferença na riqueza de espécies entre os alagados de manguezal da região do Atlântico–Caribe e da região do Pacífico Indo-Oeste é ainda mais notável. Os manguezais são árvores tropicais que ocorrem nas zonas entremaré ao longo da linha da costa e foz de rios. Os manguezais apresentam adaptações convergentes às altas concentrações de sal e às condições anaeróbicas nos sedimentos saturados de água nos quais eles enraízam (veja a Fig. 2.13). Quinze linhagens de árvores terrestres têm de forma independente colonizado o *habitat* de manguezal, e diversos testes têm subsequentemente se diversificado lá.

No presente, a flora do manguezal do Atlântico e do Caribe inclui 7 espécies em 4 gêneros, 3 das quais são cosmopolitas (ocorrem em todo o mundo). Por outro lado, a flora de manguezal da região do Pacífico Indo-Oeste inclui pelo menos 40 espécies em 17 gêneros, 14 das quais endêmicas à região. A extensão de *habitats* não pode explicar a maior diversidade dos manguezais do Pacífico Indo-Oeste; ambas as regiões têm aproximadamente as mesmas áreas de manguezais. Em vez disso, esta grande diferença de diversidade parece ter resultado dos táxons de plantas invadindo os *habitats* de manguezal mais frequentemente no Pacífico Indo-Oeste do que na região do Atlântico–Caribe. Muito do Arquipélago Malásio na região do Pacífico Indo-Oeste consiste em ilhas de diversos tamanhos espalhadas numa plataforma continental rasa, talvez proporcionando condições ideais para as populações se tornarem isoladas em *habitats* de manguezal e novas espécies de especialistas em manguezal se formarem. Este tipo de geografia raramente existe nas Américas.

Os ecólogos concordam que os *pools* de espécies regionais para vários grupos de organismos podem diferir entre as grandes massas continentais. Contudo, as causas dessas diferenças, e o grau ao qual elas influenciam a estrutura das comunidades locais, são tópicos ativos de discussão.

Os processos em macroescalas geográficas e temporais influenciam a biodiversidade

A história e a geografia de uma região claramente influenciam a diversidade da região toda e seus habitantes locais. Como vimos no Capítulo 20, a geografia é importante porque grandes regiões com clima e topografia variados contêm uma variedade maior de *habitats*, que sustentam uma variedade maior de espécies. As barreiras à dispersão, tais como montanhas de oceanos, isolam as populações tempo o bastante para que distintas linhagens evoluam. A variação ecológica proporciona uma base para a especialização.

Vamos revisitar a questão que nós colocamos no Capítulo 20, "Por que há tantas espécies nos trópicos?", da perspectiva destes processos históricos.

Idade e área

Ao longo da história do Terciário da Terra, quando os padrões geográficos contemporâneos em riqueza de espécies estavam se estabelecendo, os ambientes tropicais ocupavam uma área muito maior do que os ambientes temperados e boreais. Como vimos, os climas tropicais uma vez se estenderam para fora das latitudes equatorianas da atualidade bem para o norte na Eurásia e América do Norte, e a área global dos trópicos era imensa. Os ambientes tropicais se retraíram consideravelmente ao longo dos últimos 35 milhões de anos, mas sua extensão inicial poderia ainda ter deixado uma marca nos padrões de diversidade. Uma análise recente da área e história das grandes zonas climáticas da Terra demonstrou que a riqueza de espécies está fortemente conectada com a idade e a área destas zonas (Fig. 21.18). Embora a maioria das espécies que viveram há 35 milhões de anos estejam extintas, muitas delas se tornaram os ancestrais das espécies modernas.

Produção e extinção de espécies

O equilíbrio entre especiação e extinção numa região também influencia a riqueza de espécies. Diversas hipóteses propuseram razões pelas quais as taxas de especiação podem ser mais altas nos trópicos do que nas regiões temperadas. Primeiro, os climas iguais dos trópicos poderiam favorecer histórias de vida mais sedentárias. As populações nas quais os indivíduos não se dispersam para longe poderiam mais facilmente se isolar e se desenvolver independentemente, por fim formando novas espécies. Consistente com esta hipótese, rios e vales montanhosos grandes parecem bloquear a dispersão para muitas espécies nas regiões tropicais. Assim, encontram-se mais espécies distribuídas localmente, e uma substituição muito maior de espécies com a distância (diversidade beta), nas baixas latitudes do que nas altas.

Segundo, climas tropicais semelhantes impõem menos estresse ambiental do que os climas temperados e boreais, e assim as interações das espécies assumem papéis mais proeminentes como fatores seletivos. Como os parceiros nessas interações evo-

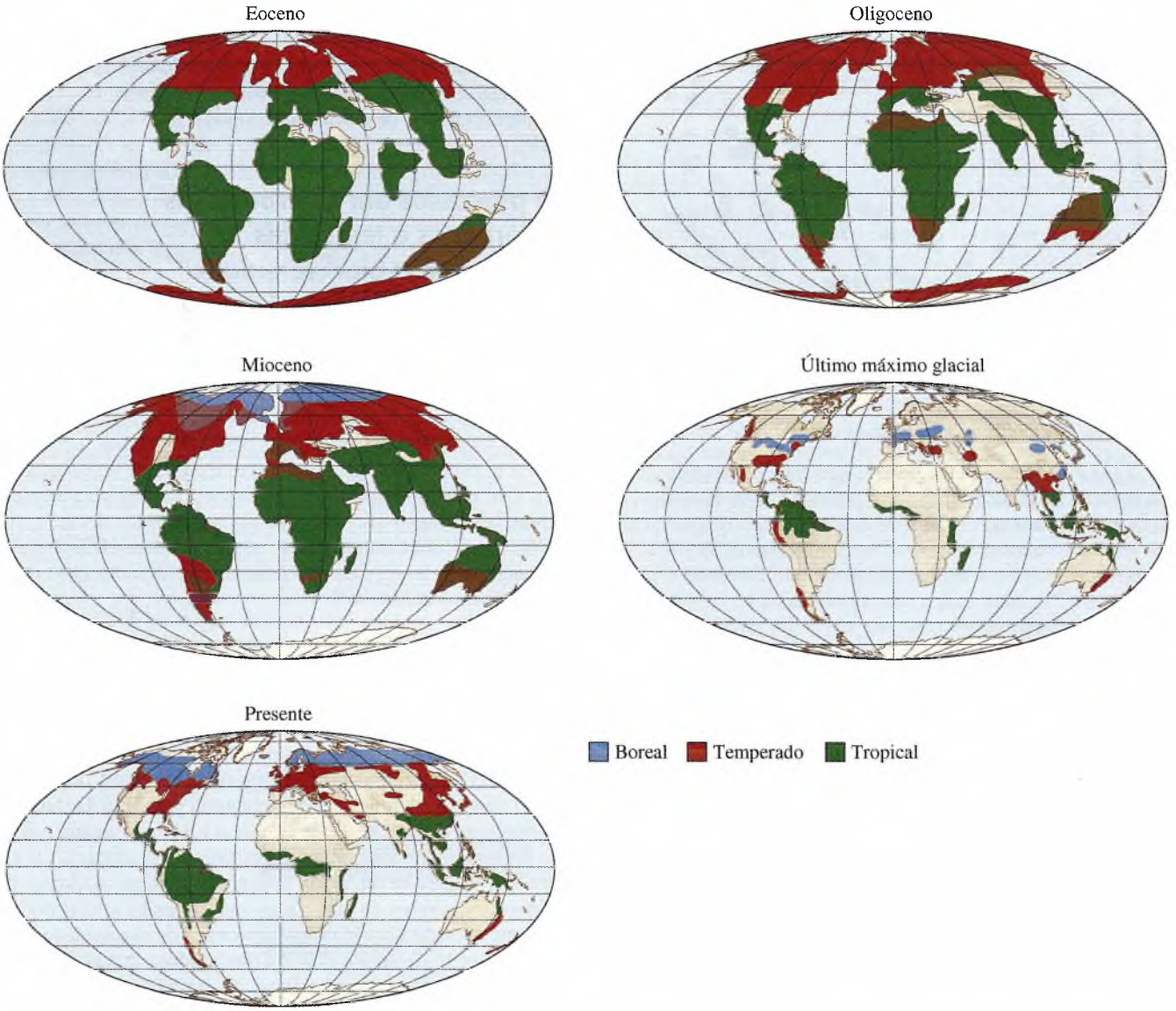


FIG. 21.18 A extensão histórica das zonas de clima ajuda a explicar os padrões globais de riqueza de espécies. Os climas tropicais eram muito mais abrangentes durante a época do Eoceno (56–34 Maa) e se retraíram desde a época do Oligoceno (34–23 Maa). Os ambientes boreais apareceram somente durante a época do Mioceno (23-5 Maa). A riqueza de espécies atual das árvores em onze tipos de floresta boreal, temperada e tropical é prevista melhor pela área ocupada por aqueles tipos de floresta durante o meio e o fim do Terciário do que pela área ocupada hoje. Segundo P. V. A. Fine e R. H. Ree, *Am. Nat.* 168:796–804 (2006).

luem um em resposta ao outro, a evolução nunca para, e esta constante mudança provavelmente acelera a divergência entre as populações e, assim, a formação de novas espécies. Analogamente, as interações predador–presa, hospedeiro–patógeno e mutualistas são os promotores mais fortes da evolução nos trópicos, enquanto a adaptação a estresses ambientais relativamente fixos é mais importante nas latitudes mais altas. A complexidade das interações de espécies nos trópicos também proporciona diversas formas pelas quais as populações podem se especializar, seja como consumidores ou como recursos, defendendo-se contra os consumidores. Vimos como os consumidores podem promover uma riqueza de espécies ao deplecionar as populações de espécies de competidores superiores. O grau no qual as interações entre as espécies promovem a diversificação permanece indeterminado, mas os ecólogos estão empreendendo um esforço considerável para avaliar esta hipótese.

É a taxa de diversificação (isto é, especiação menos extinção) de fato maior nos trópicos? As árvores filogenéticas poderiam proporcionar uma resposta, porque uma rápida diversificação poderia aparecer como ramos curtos próximos aos extremos da árvore filogenética. Uma especiação mais frequente e uma extinção menos frequente reduziriam o tempo de divergência entre espécies irmãs e os comprimentos dos ramos finais da árvore (Fig. 21.19). Os biólogos Jason Weir e Dolph Schluter, da Universidade de British Columbia, construíram árvores filogenéticas para aves e mamíferos computando as distâncias genéticas entre as espécies irmãs a partir da similaridade de suas sequências de DNA. Eles descobriram, ao contrário do esperado, que novas espécies se formam mais frequentemente nas regiões temperadas do que nas tropicais, mas como a diferença em extinção ainda é maior do que na especiação, a diversificação é mais baixa lá. Sua análise focalizou períodos relativamente recentes dominados

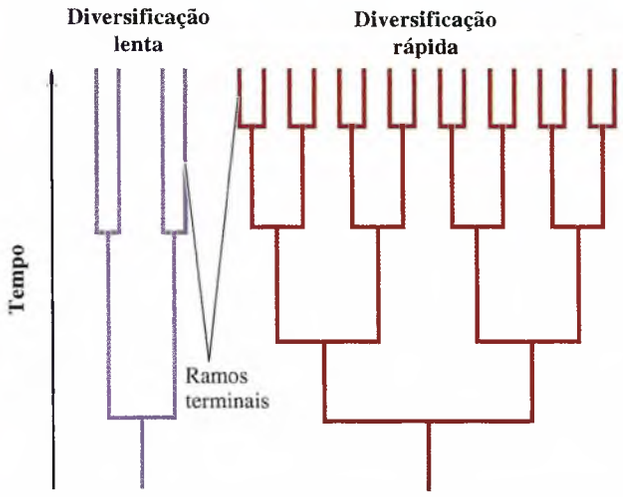


FIG. 21.19 Numa árvore filogenética, as taxas de diversificação podem ser reconhecidas pelas distâncias genéticas entre as espécies irmãs. Quando a especiação procede rapidamente, comparada com a extinção, o número de espécies cresce rapidamente, e os eventos de divisão de linhagens são relativamente recentes.

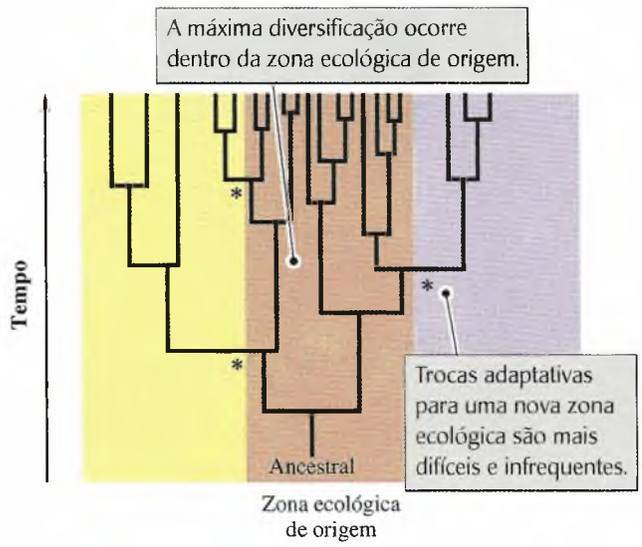


FIG. 21.20 A diversificação de uma linhagem dentro de sua zona ecológica de origem reflete o conservadorismo evolutivo. As mudanças adaptativas ocasionais (asteriscos) a zonas ecológicas diferentes podem ser difíceis e raras, dando surgimento a um gradiente na diversidade contemporânea que favorece a zona ecológica de origem. Segundo R. E. Ricklefs, *Ecology* 87:S3–S13 (2006).

pelos resfriamentos climáticos nas altas latitudes, e assim estes resultados podem não representar diferenças de longo prazo entre as taxas destes processos nas diferentes latitudes. Contudo, ilustram o princípio de que a informação filogenética pode ser usada para testar as hipóteses baseadas em processos de longo prazo.

Conservadorismo e diversificação evolutiva

A evolução tende a ser conservadora; isto é, pequenas mudanças evolutivas são mais prováveis do que *trocas adaptativas* — mudanças que permitem ao organismo ocupar um tipo diferente de *habitat*. Se a evolução teve mais tempo para operar nos trópicos, e uma proporção maior de linhagens ancestrais estavam adaptadas às condições tropicais, então a diminuição na riqueza de espécies com a latitude poderia refletir a falha daquelas linhagens tropicais primordiais de se adaptarem às condições mais estressantes dos ambientes temperados e boreais (Fig. 21.20). Mesmo nos trópicos, relativamente poucas linhagens têm sido capazes de se adaptar a ambientes estressantes, como os alagados de manguezais e os desertos. As condições congelantes apresentam outra barreira adaptativa difícil de ser vencida. Para resistir ao congelamento, as plantas exigem adaptações de seus estemas e da anatomia do tronco para impedir a formação de bolhas de gás nos elementos condutores de água, brotos capazes de resistir ao congelamento e folhas decíduas ou protegidas do gelo, entre outros. Embora a maioria das plantas temperadas tenham evoluído dentro de grupos com distribuições primordialmente tropicais, somente metade das famílias das plantas de flores fizeram esta transição. Além disso, muitos grupos tropicais de plantas lenhosas aparecem em regiões temperadas somente com herbáceas, que passam o inverno como sementes ou cujos brotos estão protegidos do congelamento na superfície do solo ou abaixo dela.

O registro fóssil da diversidade

Em relação à riqueza de espécies, os trópicos têm sido favorecidos por sua idade mais antiga e possivelmente por condições que aceleraram a produção de novas espécies lá. Se estes fatores foram responsáveis pela diferença na riqueza de espécies entre as regiões temperadas e tropicais, então ela deveria aumentar continuamente ao longo do tempo. Para determinar o curso da riqueza de espécies através do tempo no passado, devemos voltar os olhos para o registro fóssil.

O cientista smithsoniano Carlos Jaramillo e seus colaboradores montaram um registro da diversidade de plantas de flores de cerca de 65 até 25 Maa usando depósitos fósseis de pólen encontrados no noroeste da América do Sul. A pesquisa em floras contemporâneas mostra que os morfotipos dos polens — isto é, os grãos de pólen com características morfológicas distintas (veja a Fig. 4.25) — representam a diversidade local razoavelmente bem. O registro fóssil de pólen mostra períodos alternados de aumento e diminuição na diversidade das plantas, correspondendo aos períodos de aquecimento e resfriamento (Fig. 21.21). Notavelmente, este registro contém cerca de o mesmo número de morfotipos no fim e no início — um período de 40 milhões de anos, através do qual as espécies se substituíram umas às outras muitas vezes. Nenhum dos morfotipos presentes no fim da sequência estava presente no início. O quadro geral, então, é um de diversidade relativamente constante através de longos períodos, a despeito da contínua diversificação evolutiva e extinção.

Montagens bem documentadas de fósseis de mamíferos fornecem uma outra oportunidade para estudar a diversidade das comunidades biológicas através de períodos longos, durante os quais as comunidades sofrem mudança de clima, movimentos de macroescala de espécies através dos continentes e mudanças evolutivas entre as espécies. Onde é possível amostrar bastantes fósseis de muitas localidades, torna-se possível levantar questões sobre as mudanças na diversidade em resposta à mudança ambiental, bem como acerca da relação entre as diversidades local e regional.

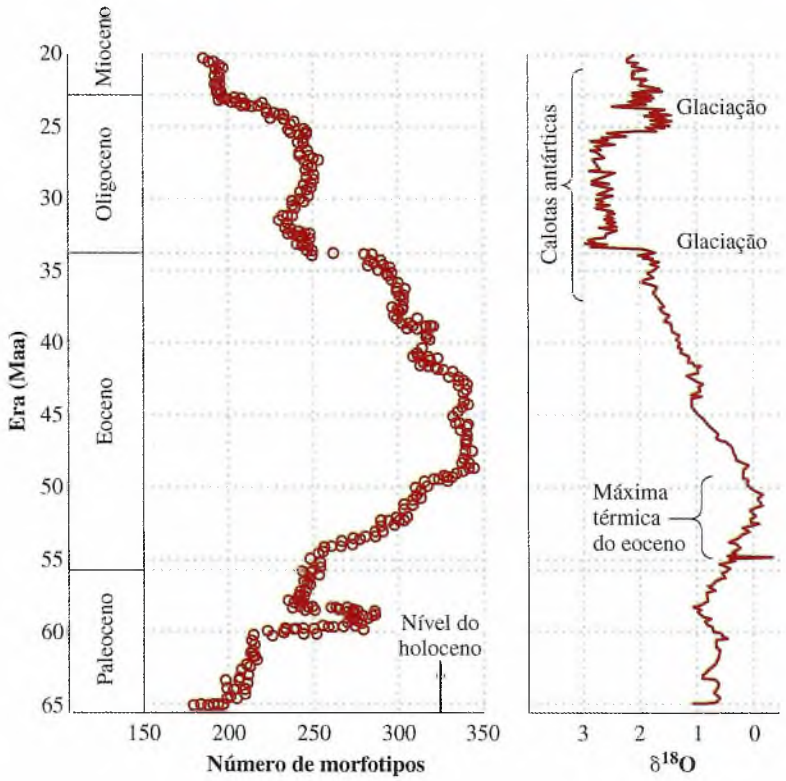


FIG. 21.21 A diversidade de plantas no noroeste da América do Sul variou relativamente durante a maior parte do Terciário. A partir do Eoceno (56 Maa), a diversidade de morfotipos de pólen acompanha a temperatura média global (como indicado pela curva de isótopo de oxigênio; veja a Fig. 4.15 para uma descrição deste método de reconstrução de temperaturas antigas). Segundo C. Jaramillo et al., *Science* 311:1893–1896 (2006).

Blaire Van Valkenburgh, da Universidade da Califórnia em Los Angeles, e Christine Janis, da Universidade Brown, estudaram 115 montagens de fósseis de mamíferos em locais diferentes na América do Norte, a maioria no oeste dos Estados Unidos. Sua amostragem cobriu o período de cerca de 44 Maa até o presente. O início deste período representa o ponto mais alto das condições de aquecimento e umidade no Hemisfério Norte — um tempo quando a maior parte do que é hoje os Estados Unidos estava coberto de floresta tropical. Cerca de 35 Maa, e novamente cerca de 25 Maa, o clima da América do Norte tornou-se notavelmente mais frio e mais seco, uma tendência que continuou até o presente. Os números totais das espécies de herbívoros e carnívoros em todas as montagens de fósseis mostraram que a diversidade dos herbívoros aumentou até um máximo em 12–15 Maa, quando os campos tinham se expandido por grande parte do continente. A diversidade de herbívoros começou então a declinar, lentamente no início e então rapidamente durante os últimos 300.000 anos, à medida que as geleiras se expandiam e retraíam por boa parte da América do Norte, dramaticamente alterando o ambiente (Fig. 21.22). Esta análise dos fósseis de mamíferos mostra que a diversidade não aumenta necessariamente de forma persistente com o tempo, e que seu máximo normalmente não ocorre durante os períodos mais quentes.

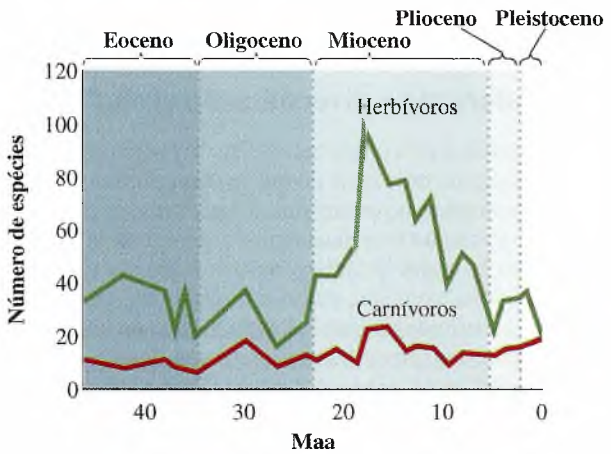


FIG. 21.22 A riqueza de espécies de herbívoros no oeste da América do Norte variou com as mudanças no clima e na vegetação durante o período Terciário. O número de espécies herbívoras era relativamente constante durante o Eoceno e o Oligoceno, mas aumentou para um máximo com os climas secando e a dispersão dos campos durante o Mioceno, finalmente declinando com o resfriamento climático no fim do Terciário. A riqueza de espécies de carnívoros variou relativamente pouco durante o mesmo período. Segundo B. Van Valkenburgh e C. M. Janis, *in* R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 330–340.

A interação dos processos locais e regionais

Como vimos, muitos processos são importantes na regulação da biodiversidade, cada um numa escala característica diferente de tempo e espaço (Fig. 21.23). A escala no espaço varia desde os intervalos de atividade nos indivíduos, passando pela distância de dispersão de indivíduos nas populações, até a expansão e contração das abrangências geográficas da espécie. A escala no tempo varia dos movimentos individuais (comportamento), passando pela morte e substituição de indivíduos nas populações (regulação da demografia e da população), interações entre populações (exclusão competitiva) e substituição seletiva de genótipos nas populações (evolução), até a formação de novas espécies (especiação).

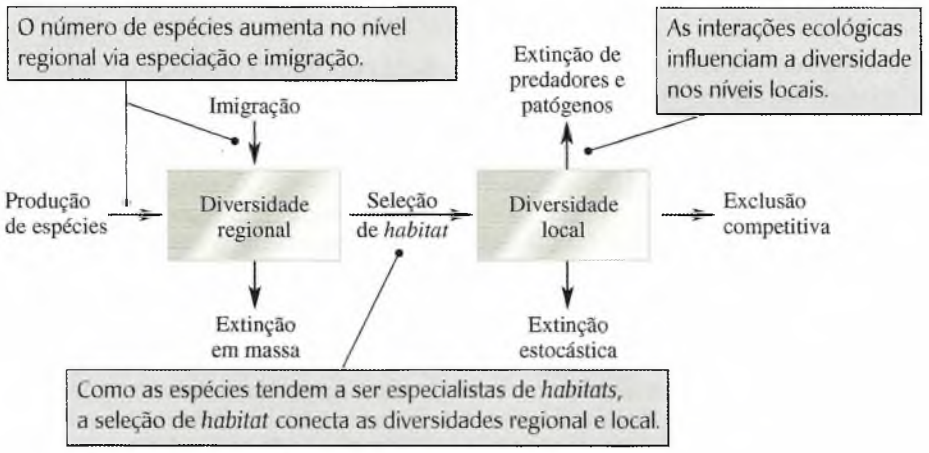


FIG. 21.23 Muitos fatores influenciam a diversidade de espécies regional e local. As extinções em massa são causadas por fatores que agem sobre grandes áreas, enquanto a extinção estocástica afeta independentemente pequenas populações. Segundo R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *in* R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 350–363.

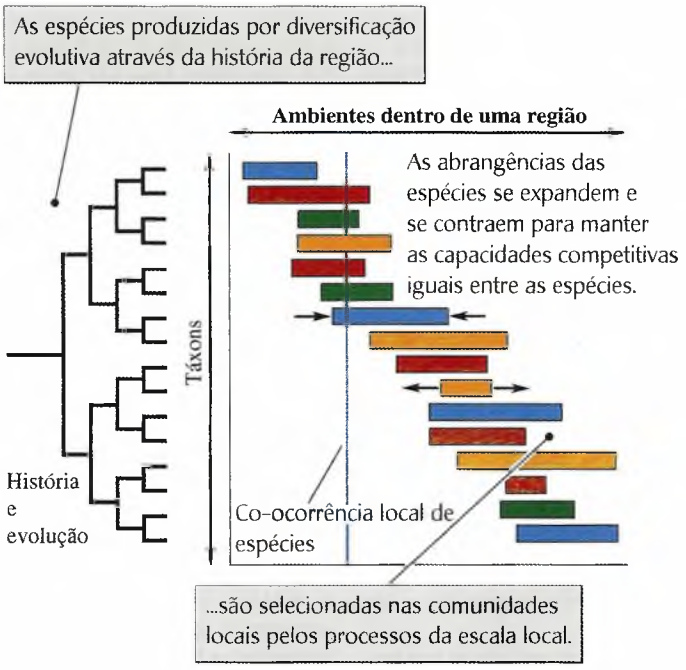


FIG. 21.24 Os processos regionais e locais agem juntos para determinar os padrões de diversidade e de riqueza de espécies locais na região. Segundo R. E. Ricklefs, *Am. Nat.* 170:S56–S70 (2007).

A diversidade de espécies local depende das taxas locais de extinção — resultando de predadores, patógenos, exclusão competitiva, mudanças no ambiente físico e mudanças estocásticas em pequenas populações — e das taxas regionais de produção e imigração de espécies. Cada lugar na Terra tem um acesso limitado, via dispersão, para as fontes de colonização de espécies. A diversidade local depende não somente da acessibilidade de uma região aos colonizadores, mas também da capacidade daquela região em sustentar uma variedade de espécies para gerar novas formas através da especiação, e para sustentar a diversidade taxonômica em face da variação ambiental (Fig. 21.24). Embora a ecologia tenha tradicionalmente se focalizado nos sistemas locais e contemporâneos, ela tem recentemente expandido sua visão para abraçar os processos geográficos e históricos que tradicionalmente pertenceram às disciplinas da sistemática, da evolução, da biogeografia e da paleontologia.

RESUMO

1. Os sistemas ecológicos refletem diversos processos regionais, bem como as histórias geológica e evolutiva, em adição aos resultados das interações locais das populações com seus ambientes e umas com as outras. Assim, a história e a geografia da vida proporcionam importantes contextos para compreender as comunidades biológicas.

2. A vida surgiu no início da história da Terra há 4,5 bilhões de anos, mas o registro fóssil abundante das formas de vida modernas aparece primeiramente cerca de 540 Maa, um ponto que marca o início da era Paleozoica. A era Mesozoica, durante a qual os répteis dominavam a Terra, começou cerca de 251 Maa; a era dos mamíferos, a era Cenozoica, começou 65 Maa.

3. A deriva continental mudou as posições dos continentes continuamente através da evolução da vida, abrindo e fechando vias de dispersão entre as massas continentais e as bacias oceânicas e grandemente alterando os climas na Terra.

4. Os animais e as plantas evoluíram independentemente em continentes diferentes durante os períodos prolongados de isolamento geográfico. Consequentemente, podemos distinguir seis grandes regiões biogeográficas, com floras e faunas distintas, que foram uma vez isoladas de outras massas de Terra.

5. O clima da Terra esfriou consideravelmente durante a última metade da era Cenozoica, fazendo com que as zonas de clima tropical se contraíssem para uma faixa equatorial mais estreita e fazendo as zonas de clima temperado e boreal se expandirem.

6. A tendência de resfriamento cenozoico culminou na Era do Gelo há dois milhões de anos, durante a qual os períodos alternados de glaciação avançaram e recuaram, causando substituições nas distribuições e extinções de muitas espécies no Hemisfério Norte.

7. A modelagem de nicho ecológico baseada na distribuição atual de espécies revela que muitas espécies não ocupam todas as áreas ambientalmente adequadas. Esta discrepância sugere que muitas populações de comunidades existem fora de equilíbrio com as mudanças climáticas.

8. O princípio da convergência estabelece que, a despeito de suas diferentes histórias de evolução independente, habitantes de ambientes semelhantes em diferentes continentes normalmente assemelham-se uns aos outros em forma e função, porque se adaptam a condições ecológicas semelhantes.

9. Parentes próximos podem se assemelhar uns com os outros tanto que não conseguem coexistir em comunidades locais, e podem estar muito dispersos ao longo dos gradientes ecológicos. Inversamente, espécies menos intimamente aparentadas mas com maiores diferenças ecológicas podem compartilhar recursos de forma tal que as permitam coexistir.

10. Se a diversidade da comunidade fosse regulada somente pelas interações locais entre as espécies, cujo resultado é determinado principalmente pelas condições ambientais, então a biodiversidade apresentaria convergência entre as regiões. A constatação de que isso não acontece demonstra que as histórias únicas e os cenários biogeográficos de cada continente influenciam a diversidade local.

11. A biodiversidade reflete um grande conjunto de processos locais, regionais e históricos de eventos operando numa hierarquia de escalas temporais e espaciais. A diversidade reflete a idade e a área de uma região. A diversidade moderna deixa as raízes principalmente nos ambientes tropicais, e o gradiente latitudinal na diversidade parcialmente reflete as barreiras adaptativas à invasão de ambientes mais estressantes.

12. O registro fóssil da diversidade regional às vezes revela uma estabilidade de longo prazo no número das espécies, particularmente em comparação com a troca de espécies através do tempo. Esta observação sugere que a diversidade regional é regulada dentro de limites amplos.

13. Compreender os padrões da diversidade de espécies exige a consideração da história de uma região e a integração do estudo da ecologia com as disciplinas relacionadas da sistemática, da evolução, da biogeografia e da paleontologia.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que os ecólogos pensam que os efeitos históricos e evolutivos explicam melhor as características das espécies de mamíferos da Austrália do que os efeitos ambientais?

2. Ao estudar os padrões globais de diversidade, por que é importante compreender a deriva continental?

3. Qual é a relação entre a duração do tempo em que os modernos continentes ficaram conectados e a similaridade entre as espécies de cada continente?

4. Como o conhecimento dos padrões climáticos históricos afeta a nossa interpretação dos padrões atuais de diversidade de espécies?

5. O que a observação dos atributos convergentes entre espécies distantemente aparentadas nos diz acerca da evolução pela seleção natural?

6. Por que a similaridade de atributos iniciais entre espécies intimamente aparentadas frequentemente favorece a evolução da divergência de atributos?

7. De que forma a idade e a área de uma região afetam sua riqueza de espécies?

8. Como pode o registro fóssil nos informar acerca das diferenças atuais na diversidade entre as regiões temperadas e tropicais?

LEITURAS SUGERIDAS

Ackerly, D. D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist* 163:654–671.

Ackerly, D. D., D. W. Schwilk, and C. O. Webb. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology* 87: S50–S61.

Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Cavender-Bares, J., et al. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163:823–843.

Farrell, B. D., C. Mitter, and D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect–plant interface. *BioScience* 42:34–42.

Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.

Jablonski, D., K. Roy, and J. W. Valentine. 2006. Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102–106.

Latham, R. E., and R. E. Ricklefs. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity: Historical and Geographical Perspectives,* pp. 294–314. University of Chicago Press, Chicago.

Latham, R. E., and R. E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy–diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67:325–333.

Lomolino, M. V., B. R. Riddle, and J. H. Brown. 2006. *Biogeography*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Maherali, H., and J. N. Klironomos. 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316:1746–1748.

Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76:380–388.

Mittelbach, G. G., et al. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381–2396.

Mittelbach, G. G., et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315–331.

Orians, G. H., and R. T. Paine. 1983. Convergent evolution at the community level. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.), *Coevolution,* pp. 431–458. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.

Pielou, E. C. 1991. *After the Ice Age.* University of Chicago Press, Chicago.

Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.

Qian, H., and R. E. Ricklefs. 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature* 407:180–182.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1–15.

Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity/environment relationship. *Ecology* 87:S3–S13.

Ricklefs, R. E. 2007. History and diversity: Explorations at the intersection of ecology and evolution. *American Naturalist* 170:S56–S70.

Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives.* University of Chicago Press, Chicago.

Roy, K., and E. E. Goldberg. 2007. Origination, extinction, and dispersal: Integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* 170:S71–S85.

Svenning, J. C., and F. Skov. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7:565–573.

Van Valkenburgh, B., and C. M. Janis. 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives,* pp. 330–340. University of Chicago Press, Chicago.

Vermeij, G. J. 1991. When biotas meet: Understanding biotic interchange. *Science* 253:1099–1104.

Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* 156:145–155.

Webb, C. O., et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.

Weir, J. T., and D. Schluter. 2007. The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* 315:1574–1576.

Wiens, J. J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170:S86–S106.

Wiens, J. J., and M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639–644.

Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36:519–539.

CAPÍTULO 22

Energia no Ecossistema

Nós humanos consumimos uma grande proporção da produção biológica da Terra. A cada ano, as plantas, algas e bactérias fotossintetizadoras coletam bastante energia da luz do Sol para fazer 224 bilhões de toneladas de biomassa seca. Aproximadamente 59% dessa biomassa são produzidos nos ecossistemas terrestres. A produção terrestre, uma fração impressionante de 35%–40%, é usada pelos humanos, seja diretamente como alimento e cultivos de fibras, seja indiretamente como alimento dos animais.

Os oceanos, tradicionalmente uma fonte de alimento para as pessoas que vivem próximo à costa, estão agora proporcionando alimentos para grande parte da população humana do mundo. Em 1950, a captura total de peixes e outros frutos do mar foi cerca de 20 milhões de toneladas. A captura total aumentou para 75 milhões de toneladas em 1980 e agora estabilizou-se em cerca de 90 milhões de toneladas anualmente. A produção anual pelas fazendas de peixes aumentou de cerca de 5 milhões de toneladas em 1980 para mais de 40 milhões de toneladas atualmente.

Quanto da produção das algas nos oceanos é exigido para sustentar os pesqueiros dos quais nós humanos dependemos? Podemos esperar coletar ainda mais dos oceanos? Em 1995, dois ecólogos marinhos, D. Pauly e V. Christensen, trabalhando no International Center for Living Aquatic Resources Management (Centro Internacional para Gestão dos Recursos da Vida Aquática) nas Filipinas, pensaram em aplicar seus conhecimentos de fluxo de energia nos ecossistemas naturais nestas questões.

Pauly e Christensen assumiram que a cada passo na cadeia alimentar, que leva das algas microscópicas até os peixes que comemos, cerca de 90% da energia consumida é usada para manter o consumidor. Isto significa que somente 10% são convertidos através do crescimento e reprodução em biomassa, e assim em alimento potencial para outros organismos. Dos estudos de dieta de organismos marinhos, Pauly e Christensen estimaram que o número de passos de alimentação levando das algas até os peixes varia em média de cerca de 1,5 para ecossistemas costeiros e de recifes até 3 para o oceano aberto. Conhecendo o número de passos de alimentação e assumindo uma eficiência de transferência de energia de 10% por passo, eles fizeram cálculos simples para converter os peixes coletados em quantidades de algas necessárias para sustentá-los. Usando dados desde a década de 1980, Pauly e

Christensen mostraram que, para os pesqueiros na costa, que produzem uma parte dos alimentos do mar consumida pelos humanos, o crescimento de algas exigido para sustentar a coleta chegou a 24%–35% da produção total do ecossistema. Como não comemos tudo que cresce no mar, Pauly e Christensen sugeriram que a coleta humana poderia estar se aproximando de seu limite superior — uma previsão sustentada pela subsequente estabilização da captura de peixes selvagens. Somente no oceano aberto, onde exploramos de forma ineficiente os pesqueiros altamente dispersos, no fim de uma longa cadeia alimentar usurpamos uma fração pequena (cerca de 2%) da produção total.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O funcionamento do ecossistema obedece aos princípios da termodinâmica
- A produção primária proporciona energia ao ecossistema
- Muitos fatores influenciam a produção primária
- A produção primária varia entre os ecossistemas
- Somente 5%–20% da energia assimilada passa entre os níveis tróficos
- A energia se move através dos ecossistemas em diferentes velocidades
- A energética do ecossistema resume o movimento da energia

Durante a primeira parte do século 20, emergiram diversos novos conceitos que levaram o estudo da ecologia em novas direções. Um destes foi a percepção de que as relações de alimentação conectam organismos numa entidade funcional única, a comunidade biológica. À frente entre os diversos personagens deste novo ponto de vista ecológico durante os anos de 1920 estava o ecólogo inglês Charles Elton. Elton argumentou que os organismos que vivem no mesmo lugar não apenas têm tolerâncias semelhantes aos fatores físicos do ambiente como também interagiam uns com os outros, e de forma mais relevante num sistema de relações de alimentação que chamou de *teia alimentar*. Todo organismo deve se alimentar de algum modo para obter nutrição, e pode ser alimento de algum outro organismo.

Uma década mais tarde, em 1935, o ecólogo vegetal inglês A. G. Tansley levou a ideia de Elton um importante passo à frente ao considerar os organismos, junto com os fatores físicos que os circundam, como sistemas ecológicos. Tansley olhou esta estrutura, que chamou de **ecossistema**, como a unidade fundamental da organização ecológica. Tansley visualizou as partes biológicas e físicas da natureza juntas, unificadas pela dependência dos organismos em suas vizinhanças físicas e por suas contribuições para a manutenção das condições e composição do mundo físico.

O funcionamento do ecossistema obedece aos princípios da termodinâmica

Trabalhando independentemente dos ecólogos de sua época, Alfred J. Lotka, um químico por treinamento, foi o primeiro a considerar as populações de comunidades como sistemas transformadores de energia. A transformação de energia mais fundamental nestes sistemas é a conversão da energia da luz em energia química pela fotossíntese. As transformações de energia adicionais acontecem à medida que os herbívoros convergem a energia dos compostos de carbono nas plantas e outros autótrofos em energia que eles podem usar para seu próprio metabolismo, atividade, crescimento e reprodução. Analogamente, os carnívoros utilizam a energia dos compostos de carbono contidos em suas presas.

Lotka acreditava que o tamanho de um sistema e as taxas de transformação de energia e materiais dentro dele obedecem a certos **princípios termodinâmicos** que governam todas as transformações de energia. Da mesma forma que as máquinas mais pesadas e rápidas exigem mais combustível para operar do que as mais leves e lentas, e as máquinas ineficientes exigem mais combustível do que as eficientes, as transformações de energia nos ecossistemas crescem na proporção direta do seu tamanho (aproximadamente, a massa total de seus organismos constituintes), da sua produtividade (taxas de transformação) e da sua ineficiência. A Terra propriamente dita é uma gigantesca máquina termodinâmica, na qual a circulação dos ventos e correntes oceânicas e a evaporação das águas são dirigidas pela energia do Sol. Esta é também assimilada pelas plantas, e em última instância alimenta a maioria dos sistemas biológicos.

As ideias de Lotka sobre os ecossistemas, publicadas em 1925, não foram muito bem compreendidas ou apreciadas naquela época. Permaneceu assim até que Raymond Lindeman, um jovem ecólogo aquático da universidade de Minnesota, trouxesse o conceito do ecossistema como um sistema transformador de energia para a atenção de muitos ecólogos. Em sua publicação de 1942, a estrutura de Lindeman para compreender os sistemas ecológicos com base em princípios de termodinâmica causou uma profunda impressão. Ele adotou a noção de Tansley do ecossistema como unidade fundamental na ecologia e o conceito de Elton de cadeia alimentar, incluindo os nutrientes inorgânicos na base, como as expressões mais úteis da estrutura do ecossistema.

A cadeia alimentar pela qual a energia passa através do ecossistema tem muitas conexões — plantas, herbívoros e carnívoros, por exemplo — os quais Lindeman denominou de níveis *tróficos* (lembre que a raiz grega da palavra *trófico* significa "nutrição"). Além disso, Lindeman visualizou uma **pirâmide de energia** dentro do ecossistema, com menos energia atingindo cada nível trófico sucessivamente acima (Fig. 22.1). Lindeman argumentou que a energia era perdida em cada nível por causa do trabalho executado pelos organismos naquele nível e por causa da ineficiência das transformações das energias biológicas. Assim, as plantas coletam somente uma parte da energia da luz disponível do Sol. Os herbívoros coletam ainda menos daquela energia, porque as plantas usam uma parte do que assimilam para se man-

FIG. 22.1 Lindeman visualizou uma pirâmide de energia dentro do ecossistema. A largura de cada barra representa a quantidade de energia naquele nível trófico do ecossistema. Energia é perdida a cada transferência para um nível trófico superior.

ter, e esta parte não está disponível aos herbívoros como biomassa de planta. O mesmo pode ser dito dos consumidores secundários que se alimentam dos herbívoros, e de cada nível sucessivamente mais alto da cadeia alimentar. A maioria da energia no alimento que nós humanos consumimos é usada para nos mantermos, e pouco — Pauly e Christensen usaram um valor de 10% para as cadeias alimentares marinhas — torna-se biomassa disponível para o próximo nível trófico na cadeia alimentar.

Por volta da década de 1950, o conceito de ecossistema tinha completamente penetrado no pensamento ecológico e dado origem a um novo ramo da ecologia, a **ecologia de ecossistema**, focalizada na ciclagem da matéria e da energia associada através dos ecossistemas. A energia e as massas dos elementos, tais como o carbono, proporcionam uma "moeda" comum que os ecólogos podem usar para comparar a estrutura e o funcionamento de diferentes ecossistemas. As medidas de energia e assimilação de nutrientes tornaram-se as ferramentas para explorar este novo conceito termodinâmico do ecossistema.

Com esta nova estrutura conceitual, os ecólogos começaram a medir o fluxo de energia e a ciclagem dos nutrientes. Um dos mais fortes proponentes desta abordagem foi Eugene P. Odum, da Universidade da Geórgia, cujo livro-texto *Fundamentals of Ecology* (Fundamentos de Ecologia), publicado primeiramente em 1953, influenciou toda uma geração de ecólogos. Odum esboçou os ecossistemas com uma série de diagramas de fluxo de energia simples (Fig. 22.2) representando o uso e a transferência de energia por todos os organismos em cada nível trófico. Estes diagramas simplificam a natureza, contudo retratam o princípio importante de que a energia passa de um elemento na cadeia alimentar para o próximo, reduzido pela respiração e o desvio de materiais orgânicos não utilizados para as cadeias alimentares baseadas dos detritos.

Diferente da energia, a maioria da qual entra nos ecossistemas como luz e sai como calor, os nutrientes são regenerados e retidos amplamente dentro do sistema. A matéria cicla através de um ecossistema após ter sido assimilada em formas inorgânicas e convertida em biomassa pelas plantas. Parte daquela matéria é passada para a cadeia alimentar, mas toda ela por fim retorna às formas inorgânicas pelo processo da decomposição. Os grandes nutrientes inorgânicos ciclados através do ecossistema, além do hidrogênio e oxigênio, são os elementos carbono, nitrogênio, fósforo e enxofre. A ciclagem de nutrientes é dominada pelo carbono, que é assimilado na forma de dióxido de carbono (CO_2) pelas plantas através da fotossíntese, convertido em formas or-

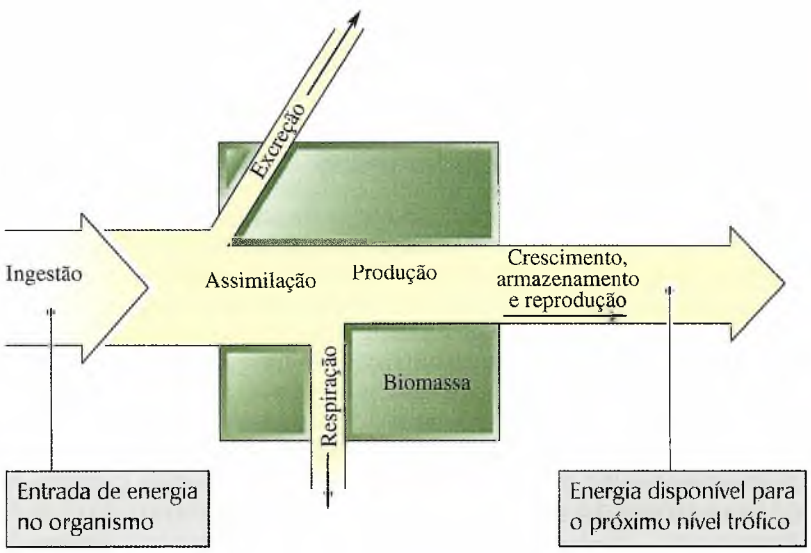


FIG. 22.2 E. P. Odum desenvolveu um modelo "universal" de fluxo de energia através dos ecossistemas. A energia ingerida pelos organismos em cada nível trófico é reduzida pela respiração e excreção, tal que menos energia se torna disponível para consumo pelo próximo nível trófico.

gânicas e então devolvido ao ambiente como CO_2 através da respiração. À medida que as concentrações de CO_2 na atmosfera aumentam com a combustão de combustíveis fósseis pelos humanos, a capacidade das plantas em remover o carbono como dióxido de carbono e sequestrá-lo como carbono orgânico é de interesse vital.

O fluxo de energia é difícil de medir diretamente, mas um índice conveniente é proporcionado pela medição do movimento dos elementos entre os componentes do ecossistema. Como a fotossíntese transforma a energia luminosa em química e o carbono reduzido em moléculas orgânicas, pode-se seguir o movimento da energia através do ecossistema rastreando-se o movimento das formas biológicas de carbono.

Uma segunda razão para a importância da ciclagem de nutrientes na ecologia de ecossistema é que, em muitas circunstâncias, as quantidades de certos nutrientes limitam a produção de biomassa pelos organismos fotossintéticos, que é o material e a base energética de todo o ecossistema. O oceano aberto, por exemplo, é um deserto virtual por causa de seus nutrientes escassos, particularmente de nitrogênio. Em contrapartida, a disponibilidade de água, mais do que a luz do Sol ou os minerais no solo, limita a produtividade das plantas do deserto. Compreender como os nutrientes ciclam entre os componentes do ecossistema é crucial para compreender a regulação da estrutura e do funcionamento do ecossistema.

A produção primária proporciona energia ao ecossistema

A luz do Sol é a fonte de energia em última instância para a maioria das coisas vivas, incluindo as necessidades de energia da sociedade humana. Os combustíveis fósseis, tais como o óleo e o carvão, representam os restos de organismos acumulados em milhões de anos como depósitos de matéria orgânica na crosta da Terra. A luz do Sol determina as correntes de ar, que cada vez mais coletamos como energia eólica, e evapora a água que por fim cai como chuva e enche os rios, que represamos para obter energia hidroelétrica. Sem a energia do Sol, os sistemas biológicos não existiriam como nós os conhecemos, nem nós existiríamos para saber de sua inexistência.

As plantas, as algas e algumas bactérias capturam a energia luminosa e a transformam em energia de ligações químicas, em carboidratos, pela fotossíntese. Este processo de assimilação de energia, que subjaz todas as funções ecossistêmicas, é denominado de **produção primária**. Sem a produção primária, praticamente nada do que poderíamos chamar de vida existiria.

Como vimos no Capítulo 3, a fotossíntese unifica quimicamente dois compostos comuns inorgânicos, o dióxido de carbono (CO_2) e a água (H_2O), para formar o açúcar glicose ($C_6H_{12}O_6$), com a liberação do oxigênio (O_2). O equilíbrio químico global da reação fotossintética é:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

A fotossíntese transforma o carbono de um estado oxidado no CO_2 (baixa energia) para um estado reduzido nas ligações químicas da glicose (alta energia). Como o trabalho é executado sobre os átomos de carbono para aumentar seu nível de energia, a fotossíntese consome energia. Esta energia é proporcionada pela luz visível. Em termos quantitativos, para cada grama de carbono assimilado, uma planta transforma 39 kilojoules (kJ) da energia solar em energia química nos carboidratos.

Os pigmentos fotossintéticos que capturam a energia da luz na verdade absorvem somente uma pequena fração da radiação solar incidente total. Além disso, por causa das ineficiências nos muitos passos bioquímicos da fotossíntese, as plantas assimilam não mais do que um terço (normalmente muito menos) da energia da luz absorvida por aqueles pigmentos fotossintéticos. O resto é perdido como calor.

A fotossíntese supre os carboidratos e a energia que a planta precisa para construir seus tecidos, crescer e se reproduzir. Rearranjadas e reunidas novamente, as moléculas de glicose se tornam gorduras, amido, óleos e celulose. Estes compostos carboidráticos podem ser usados para construir os tecidos da planta ou armazenados como fontes de energia para necessidades futuras. Combinados com elementos nutrientes como o nitrogênio, o fósforo, o enxofre e o magnésio, os carboidratos simples derivados da glicose produzem um conjunto de proteínas, ácidos nucleicos e pigmentos. As plantas não podem crescer, a menos que tenham todos estes materiais de construção básicos, e eles devem estar presentes nas proporções corretas. Por exemplo, o pigmento fotossintético clorofila contém um átomo de magnésio, e assim, mesmo que todos os outros elementos necessários estejam presentes em abundância, uma planta sem magnésio suficiente não pode produzir clorofila, e assim não pode se engajar na fotossíntese.

As plantas e outros autótrofos fotossintéticos formam a base da maior parte das cadeias alimentares e são, portanto, denominados de *produtores primários* do ecossistema. Os ecólogos estão interessados na taxa de produção primária (denominada de *produtividade primária*) porque ela determina a energia total disponível para o ecossistema. A energia total assimilada pela fotossíntese representa a **produção primária bruta**. As plantas usam parte dessa energia para se manter, e manter suas necessidades metabólicas através da **respiração**. Em consequência, a biomassa das plantas contém muito menos energia do que a energia total assimilada (Fig. 22.3). A energia acumulada na biomas-

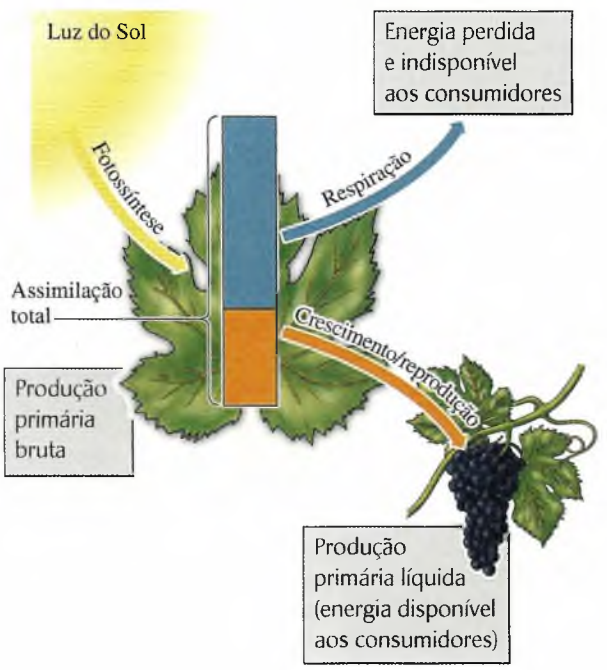


FIG. 22.3 A produção primária bruta pode ser particionada em respiração e produção primária líquida.

sa das plantas, e assim disponível aos consumidores, é denominada de **produção primária líquida**.

Medindo a produção primária

A produção primária envolve os fluxos de dióxido de carbono, oxigênio, minerais e água, e a acumulação de biomassa (Fig. 22.4). Em princípio, as taxas de quaisquer destes fluxos poderiam fornecer um índice para a produtividade primária. Vale a pena discutir a medida da produção primária em algum detalhe, porque isso proporcionará uma melhor compreensão dos processos que envolvem a produção e a diferença entre produção bruta e líquida.

A unidade de produtividade primária é energia por unidade diária por unidade de tempo. Ao comparar a produtividade, os ecólogos normalmente usam kilojoules por metro quadrado por ano (kJ por m^2 por ano) ou watts por metro quadrado (W por m^2) (o watt, que é a unidade familiar usada para a taxa de consumo de energia das lâmpadas incandescentes e eletrodomésticos, é igual a um joule de energia por segundo). A produção não precisa ser medida somente em termos de energia, contudo. A produção líquida pode ser quantificada convenientemente como gramas de carbono assimilado, peso seco de tecidos de plantas ou seus equivalentes energéticos. Por exemplo, os ecólogos normalmente relatam a produtividade primária líquida anual em toneladas de carbono por hectare por ano. Os ecólogos usam estes índices intercambiavelmente porque são altamente correlacionados. A energia equivalente do composto orgânico pode ser calculada de seu conteúdo de carbono: os compostos orgânicos contêm cerca de 39 kJ de energia metabolizável por grama de carbono.

Nos ecossistemas terrestres, os ecólogos normalmente estimam a produção líquida pela quantidade de biomassa de plantas produzida no ano. Nas áreas de crescimento sazonal, eles podem medir a produção anual líquida cortando, secando e pesando as plantas no fim da estação de crescimento (um método conhecido como *colheita*). O crescimento de raízes, rizomas e tubérculos é normalmente ignorado, porque são difíceis de remover da maioria dos solos; assim, a *colheita* mede a *produção líquida anual acima do solo* (AANP), a base mais comum para a comparação das comunidades terrestres. Contudo, como a produção do subsolo pode ser substancial e diferir como uma proporção da produção total entre os ecossistemas, as comparações de AANP devem ser olhadas com cautela.

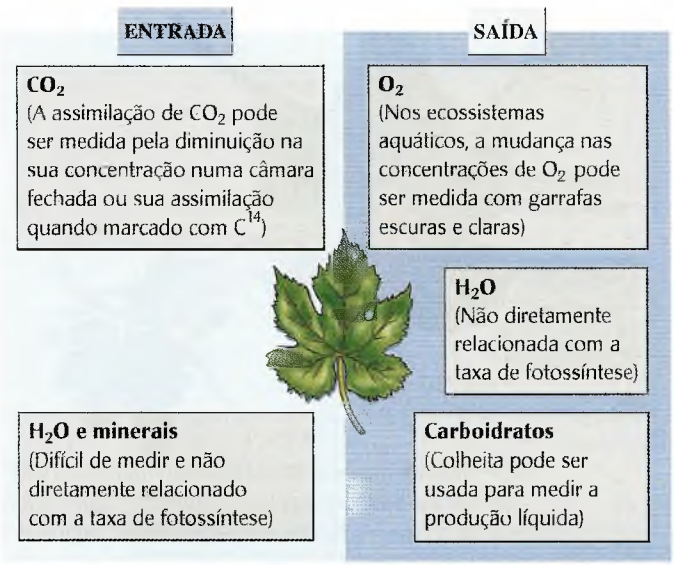


FIG. 22.4 Muitos dos fluxos envolvidos na produção primária podem ser medidos.

A produção de pequenas plantas ou folhas individuais pode ser quantificada diretamente pela assimilação de CO_2. Como a atmosfera contém tão pouco CO_2 (0,04%), as plantas podem reduzir sua concentração de forma mensurável numa câmara fechada com luz em um curto período de tempo. A tecnologia para medir a concentração de CO_2 por absorção de luz infravermelha (a base para o efeito de "estufa") está agora tão avançada que os fisiologistas de plantas podem medir a taxa de assimilação de dióxido de carbono em uns poucos centímetros quadrados de folha sob condições naturais numa questão de segundos. Quando uma planta está exposta à luz, o fluxo de CO_2 inclui tanto a assimilação (entrada) quanto a respiração (saída), e assim mede a produção líquida. A respiração pode ser medida separadamente pela produção de CO_2 na ausência de luz. A produção bruta pode então ser estimada adicionando a respiração à produção líquida (Fig. 22.5).

O isótopo radioativo carbono-14 (C^{14}) proporciona uma variação útil sobre este método de medir produção. Quando uma quantidade conhecida de CO_2 rotulado com C^{14} é adicionada a uma câmara fechada, as plantas assimilam os átomos de carbono radioativo grosso modo na proporção de sua ocorrência no ar dentro da câmara. Assim, a taxa de assimilação de carbono pode ser calculada dividindo-se a quantidade de C^{14} na planta pela proporção de C^{14} na câmara no início do experimento. Por exemplo, se uma planta assimila 10 mg de C^{14} em uma hora, e o C^{14} constitui 5% do carbono na câmara, podemos calcular que a planta assimila carbono na taxa de cerca de 200 mg por hora (10 dividido por 0,05).

Os cientistas podem medir a assimilação e a respiração de dióxido de carbono em períodos curtos numa escala espacial maior — por exemplo, num fragmento de floresta e campo — usando sensores montados em torres que quantificam o movimento vertical de dióxido de carbono na atmosfera acima da vegetação. Esta técnica, conhecida como *covariância de fluxo de vórtice*, ajuda os cientistas a compreenderem como a temperatura e a precipitação controlam a produção primária e afetam a respiração das plantas e de outros organismos. A técnica também os ajuda a predizer como a produtividade do ecossistema poderia mudar em resposta a uma mudança de clima no futuro.

Nos sistemas aquáticos, a colheita proporciona um método conveniente para estimar a produção primária de grandes organismos fotossintetizantes, tais como as *kelps*, mas esta técnica não é prática para pequenos organismos, como o fitoplâncton. Como a maioria das águas contém altas concentrações de íons de bicarbonato, medir as mudanças no CO_2 em sistemas aquáticos é também impraticável. Contudo, como o oxigênio se dissolve tão fracamente na água, podem-se medir pequenas mudanças nas concentrações de oxigênio na maioria dos sistemas aquáticos. Lembre-se de que a fotossíntese produz oxigênio molecular (O_2) como um subproduto. Para estimar a produção primária, as amostras de água contendo fitoplâncton são suspensas em pares de garrafas seladas abaixo da superfície de um corpo de água. Uma garrafa (a "garrafa clara") é clara e permite que a luz do Sol entre; a outra ("garrafa escura") é opaca (Fig. 22.6). Na garrafa clara, a fotossíntese e a respiração ocorrem juntas, e parte do oxigênio produzido pelo primeiro processo é consumida pelo segundo. Na garrafa escura, a respiração consome o oxigênio

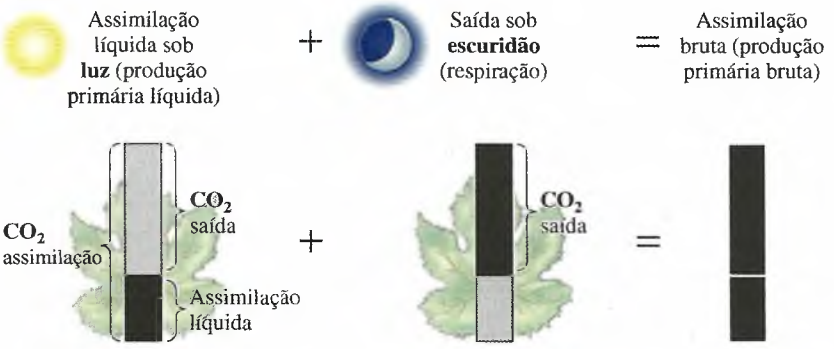


FIG. 22.5 As medidas de fluxo de dióxido de carbono no escuro e na luz podem prover uma estimativa da produção primária bruta.

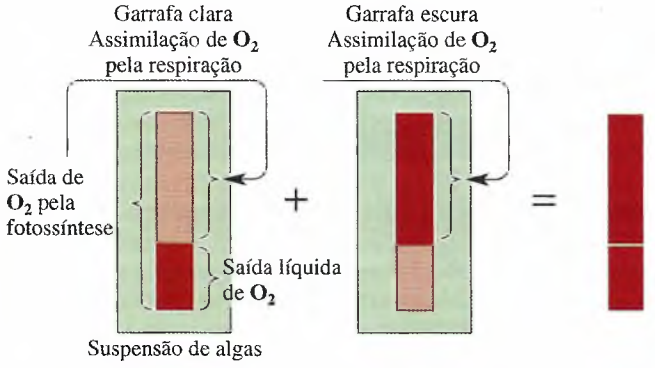


FIG. 22.6 Garrafas em pares clara e escura podem ser usadas para medir a produção do fitoplâncton aquático.

sem que ele seja reposto pela fotossíntese. Assim, a produção bruta pode ser estimada adicionando-se a mudança na concentração de oxigênio da garrafa escura (somente respiração) àquela da garrafa clara (fotossíntese mais respiração).

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS *Medindo a Produtividade do Ecossistema Usando o Oxigênio Dissolvido para Estimar o Metabolismo da Corrente.* Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

Muitos fatores influenciam a produção primária

Luz e temperatura

A taxa de fotossíntese depende da disponibilidade de luz, pelo menos sob condições de luz baixa. Na sombra de uma floresta, a intensidade de luz pode ser reduzida a um centésimo do seu nível acima do dossel, e a luz se torna o fator limitante na produção das plantas. Uma intensidade baixa de luz também limita a produção nas profundezas dos lagos e dos oceanos. Acima de uma certa intensidade de luz, contudo, os pigmentos fotossintéticos se tornam *saturados*; isto é, não podem absorver energia luminosa adicional ou usá-la eficientemente. Nesse ponto, a produção se torna limitada por outros fatores, tais como a disponibilidade de água, dióxido de carbono ou nutrientes.

Os ecólogos definem a quantidade de luz que atinge uma superfície como *irradiância*, que é normalmente expressada em watts por metro quadrado. Na fotossíntese, a captura da energia da luz é proporcional ao número de fótons absorvidos, e a luz é quantificada de modo correspondente. Chama-se um mole de fótons (aproximadamente 6×10^{23} fótons) de um einstein (E). Cerca de nove einsteins de fótons são exigidos para cada mole de oxigênio (O_2) produzido na fotossíntese. Analogamente, os fisiologistas de plantas adotaram o microeinstein por metro quadrado por segundo (μE por m^2 por segundo) como uma medida da irradiância. Contudo, como seguiremos a energia à medida que se move através do ecossistema, continuaremos a usar watts e joules para descrever o fluxo de energia e o conteúdo de energia.

Uma superfície plana acima da atmosfera da Terra diretamente de face para o Sol receberia uma média de 1.366 W/m^2. Esta intensidade de radiação solar — a energia que atinge um limite externo da atmosfera — é chamada de **constância solar**. Na realidade, a irradiância média de qualquer área na superfície da Terra é muito menor. Os períodos noturnos sem luz, a baixa incidência da luz no início e no fim do dia nas altas altitudes, a absorção da luz pela atmosfera e a reflexão da luz pelas nuvens diminuem a intensidade de luz na superfície da Terra (Capítulo 3).

A taxa de fotossíntese nas plantas varia na proporção direta da irradiância sob baixas intensidades de luz. Com luz mais forte, contudo, a taxa de fotossíntese aumenta mais lentamente ou se estabiliza à medida que a intensidade cresce. A resposta da fotossíntese à intensidade de luz tem dois pontos de referência (Fig. 22.7). O primeiro, chamado de **ponto de compensação**, é o nível de intensidade de luz no qual a assimilação de energia pela fotossíntese equilibra exatamente a perda de energia pela respiração. Acima do ponto de compensação, o equilíbrio de energia da planta é positivo; abaixo do ponto de compensação, o equilíbrio é negativo. O segundo ponto de referência, chamado de **ponto de saturação**, é o nível de intensidade de luz acima do qual a taxa de fotossíntese não mais responde a um aumento na intensidade de luz. Entre as plantas terrestres, os pontos de compensação das espécies que normalmente crescem à luz do Sol (um máximo de cerca de 500 W por m^2) ocorrem entre 1 e 2 W por m^2. Os pontos de saturação destas espécies são normalmente atingidos entre 30 e 40 W por m^2 — menos do que um décimo do nível de energia da luz direta do Sol. Como poder-se-ia esperar, os pontos de compensação e saturação das plantas que crescem tipicamente à sombra ocorrem em intensidades de luz mais baixas.

Como as taxas da maioria dos outros processos fisiológicos, a taxa de fotossíntese geralmente aumenta com a temperatura,

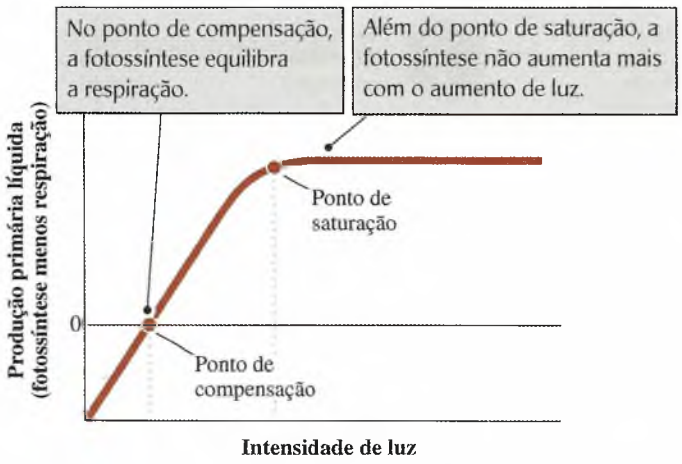


FIG. 22.7 A fotossíntese aumenta com a intensidade de luz até o ponto de saturação. O ponto de compensação é o nível de intensidade de luz no qual a fotossíntese (medida aqui pela assimilação de dióxido de carbono) equilibra a respiração. O ponto de saturação é a intensidade de luz na qual a fotossíntese se estabiliza. Segundo M. G. Barbour, J. H. Burk e W. D. Pitts, *Terrestrial Plant Ecology*, Benjamin Cummings, Menlo Park, Calif. (1980).

pelo menos até um certo ponto. A temperatura ótima para a fotossíntese varia com a temperatura que prevalece no ambiente — de cerca de 16°C em muitas espécies temperadas até um ponto tão alto quanto 38°C nas espécies tropicais. A produção líquida depende da taxa de respiração, assim como da de fotossíntese: embora a produção líquida cresça com a taxa da fotossíntese, ela cai com um aumento da respiração. A respiração, por sua vez, geralmente aumenta com o aumento da temperatura da folha. Assim, a produção líquida, e portanto a assimilação líquida de CO_2, pode na verdade diminuir em temperaturas mais altas.

A **eficiência fotossintética** é o percentual de energia na luz do Sol que é convertido para a produção primária líquida durante a estação de crescimento. Esta medida proporciona um índice útil para as taxas de produção primária sob condições naturais. Onde a água e os nutrientes não limitam a produção primária fortemente, a eficiência fotossintética de um ecossistema como um todo varia entre 1% e 2%. O que acontece com os restantes 98%–99% da energia luminosa? Uma parte dela é assimilada durante a fotossíntese e depois respirada. As folhas e outras superfícies refletem algo entre 25% e 75% da energia. As moléculas que não os pigmentos fotossintéticos absorvem a maior parte do restante, que é convertido em calor e irradiado ou conduzido através da superfície da folha, ou dissipado pela evaporação de água da folha (transpiração).

Água

A água limita a produção primária em muitos *habitats* terrestres. Como vimos no Capítulo 2, as pequenas aberturas (estômatos) nas folhas, através das quais o CO_2 e o oxigênio são trocados com a atmosfera, também permitem que a água escape da folha por transpiração. Quando a umidade do solo se aproxima do ponto de afinamento, as plantas fecham seus estômatos para reduzir a perda de água. Fechando os estômatos, contudo, impedem a assimilação de CO_2, e a fotossíntese diminui até parar. Consequentemente, a taxa de fotossíntese depende da disponibilidade de umidade do solo, da capacidade da planta em tolerar a perda de água, e da influência da temperatura do ar e da temperatura solar na taxa de transpiração.

Os agrônomos quantificam a resistência seca das plantações em termos de eficiência de transpiração, a assim chamada **eficiência de uso da água**, que é o número de gramas de matéria seca produzida (produção líquida) por quilograma de água transpirada. Na maioria das plantas, as eficiências de uso da água são menores do que 2 g por kg, mas elas podem chegar a 4–6 g por kg em plantações tolerantes à seca.

Como a eficiência do uso da água varia tão pouco entre uma grande variedade de espécies de plantas, os ecólogos podem relacionar a produção diretamente com a disponibilidade de água no ambiente. Contudo, grande parte da precipitação recebida numa área nunca é assimilada pelas plantas. O lençol de água, as águas superficiais (córregos) e a evaporação do solo são responsáveis pelo resto do orçamento de água no ecossistema. Por exemplo, em campos perenes no sul do Arizona, a produção varia na proporção direta da precipitação durante a estação de crescimento no verão, mas atinge uma taxa de somente 200 kg por hectare para cada 10 cm de precipitação. Dez centímetros de chuva são equivalentes a um milhão de quilogramas de água por hectare. Assim, a eficiência do uso da água do ecossistema de campo como um todo é somente de 0,2 g por quilograma, cerca de um décimo daquele esperado com base na quantidade de água transpirada. Esta descoberta sugere que somente cerca de 10% da precipitação é assimilada e transpirada pelas plantas neste *habitat*. Grande parte da precipitação anual vem durante os meses de verão em chuvas de trovoadas extremamente fortes, após as quais a maior parte da água escorre superficialmente sobre a terra.

As adaptações dos mecanismos fotossintéticos descritos no Capítulo 3 podem aumentar a eficiência do uso da água consideravelmente e trazer vantagens para as plantas sob condições quentes e secas. Por exemplo, a fotossíntese C_4, pela manutenção de altas concentrações de CO_2 nos tecidos fotossintéticos das folhas, não apenas reduz a transpiração pela redução da quantidade de tempo em que os estômatos precisam ficar abertos, mas também reduz a fotorrespiração, que por outro lado desfaria parte do trabalho assimilativo da fotossíntese e reduziria a eficiência do uso da água. As medidas em 14 espécies de plantas C_4 cultivadas no Colorado revelaram uma eficiência média de uso da água de cerca de 3,1 g por kg, que é cerca de duas vezes o valor observado em 51 espécies de plantações C_3 (1,6 g por kg). As plantas que usam fotossíntese CAM particionam a assimilação de CO_2 e a fotossíntese entre os horários da noite e do dia, e portanto o assimilam durante o período mais frio do ciclo diário, quando o potencial para a perda de água é mais baixo. Esta adaptação também aumenta a eficiência de uso da água.

Finalmente, à medida que as concentrações de CO_2 na atmosfera aumentam, este penetra nos tecidos das folhas mais rapidamente, tornando o uso da água mais eficiente. Assim, uma assimilação mais rápida de CO_2 parcialmente compensará os efeitos negativos das temperaturas mais altas e a precipitação reduzida sobre a produtividade dos ecossistemas esperada em algumas regiões devido ao aquecimento global.

Nutrientes

A observação de que os fertilizantes estimulam o crescimento das plantas na maior parte dos ambientes sugere que os nutrien-

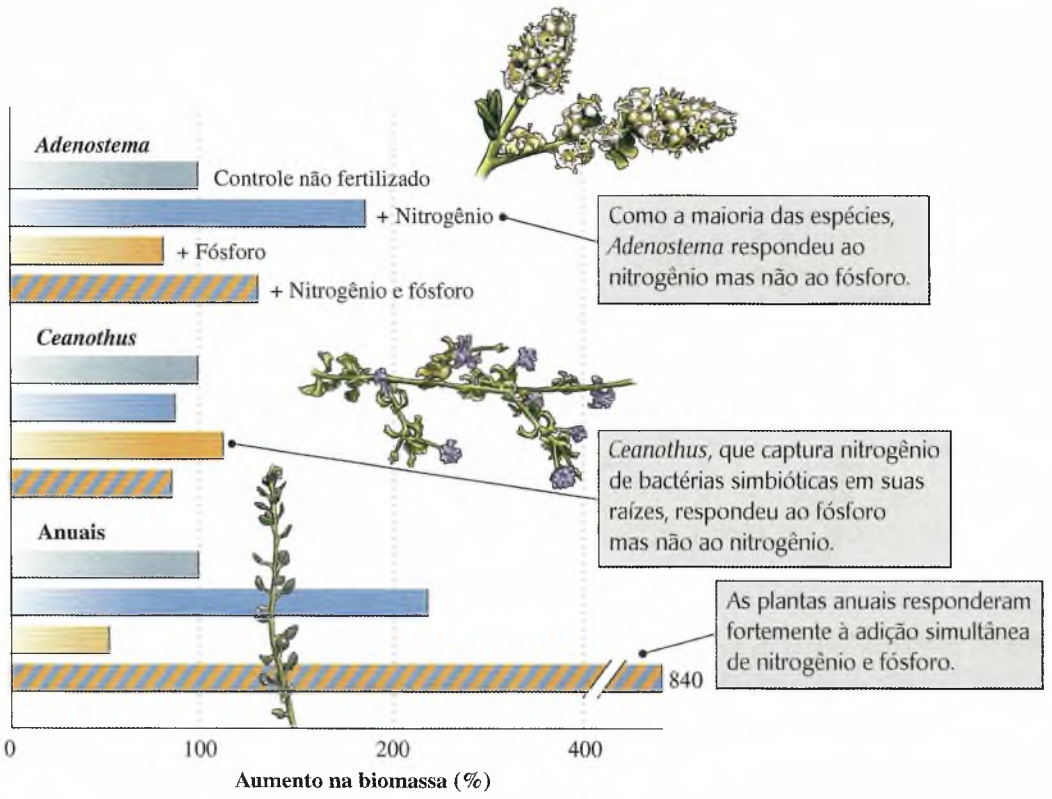


FIG. 22.8 Os fertilizantes estimulam o crescimento das plantas em *habitats* naturais. Resposta dos arbustos *Adenostema* de chaparral (uma planta típica do chaparral), de *Ceanothus* (que abriga bactérias fixadoras de nitrogênio) e gramíneas e ervas anuais à fertilização com nitrogênio, fósforo ou ambos. A resposta à fertilização é dada pelo aumento na biomassa como um percentual dos controles não fertilizados. Segundo G. S. McMaster, W. M. Jow e J. Kummerow, *J. Ecol.* 70:745–756 (1982).

tes limitam a produção primária. A produção tanto nos ambientes terrestres quanto aquáticos pode ser incrementada pela adição de diversos nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo. A adição de nutrientes estimula a produção na maioria dos sistemas nos quais as disponibilidades de nutrientes são mais baixas.

Quando fertilizantes de nitrogênio e fósforo foram aplicados sozinhos e em combinação a um *habitat* de chaparral no sul da Califórnia, a maioria das espécies respondeu com um aumento de produção às adições de nitrogênio, mas não às do fósforo (Fig. 22.8). Este resultado sugere que a disponibilidade de nitrogênio limita a produção da maioria das espécies de chaparral. Contudo, o crescimento da lilás-da-califórnia (*Ceanothus greggii*), que abriga bactérias fixadoras de nitrogênio em seus sistemas radiculares, respondeu à adição de fósforo, mas não ao nitrogênio. Estas plantas obtêm o nitrogênio necessário de suas bactérias simbióticas. A produção de plantas anuais (ervas e gramíneas) aumentou quando o nitrogênio foi aplicado, mas diminuiu pela aplicação do fósforo sozinho. Quando quantidades iguais de nitrogênio e fósforo foram aplicadas juntas, contudo, a produção disparou. Evidentemente, as plantas anuais poderiam tirar vantagem do aumento de fósforo somente na presença de altos níveis de nitrogênio. As disponibilidades relativas de diferentes nutrientes têm que combinar com os requisitos das plantas para assegurar sua eficiência máxima.

Os agrônomos e os ecólogos calculam a **eficiência de uso de nutrientes (EUN, ou *NUE*)** das plantas como a razão de produção de matéria seca para assimilação de um determinado elemento de nutriente, normalmente expressada em gramas. A NUE para o nitrogênio, por exemplo, é expressada como gramas de matéria seca produzida por grama de nitrogênio assimilado. Os valores de NUE para plantações variam muito, mas normalmente caem dentro do intervalo de 50–300 g por g para o nitrogênio e 300–1.500 g por g para o fósforo, refletindo a demanda maior das plantas por nitrogênio.

As eficiências de uso de nutrientes da vegetação natural também variam muito, dependendo de outras limitações da produção vegetal, incluindo a disponibilidade de água e outros nutrientes que são demandados em pequenas quantidades. Peter Vitousek, um ecólogo vegetal da Universidade de Stanford, focalizou-se em apontar as influências e os fatores ambientais sobre a produção nas florestas tropicais e temperadas, comparando a ciclagem de cada elemento com o fluxo de energia através de cada sistema como um todo. Ele estimou a massa seca total de serapilheira produzida a cada ano por unidade de área coletando as folhas e os ramos caídos. Então mediu as quantidades de diversos elementos nutrientes na serapilheira, incluindo nitrogênio e fósforo. A razão da quantidade de matéria seca para a quantidade de cada elemento serviu como uma medida da eficiência do uso de nutrientes associada com a produção de folhas e outros componentes da serapilheira. Ele raciocinou que o elemento mais fortemente correlacionado com a produção de serapilheira provavelmente limitaria toda a produção das plantas.

Vitousek descobriu que o conteúdo de nitrogênio da serapilheira era mais constante do que o do fósforo (Fig. 22.9) ou do cálcio (não mostrado), indicando que a produção acompanha a assimilação de nitrogênio. Sua análise também revelou que a

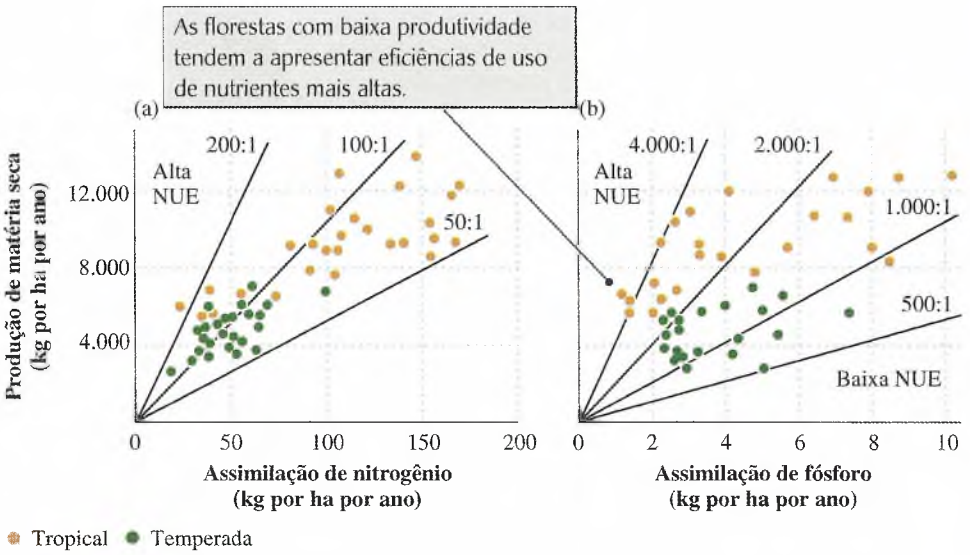


FIG. 22.9 A eficiência de uso de nutrientes para o nitrogênio e o fósforo varia através das florestas tropicais e temperadas. A eficiência de uso de nutrientes neste estudo foi definida como a razão da matéria seca na serapilheira para (a) nitrogênio ou (b) fósforo na serapilheira. Segundo P. M. Vitousek, *Am. Nat.* 119:553–572 (1982).

produção não varia na proporção direta da assimilação de nutrientes. Em vez disso, os tipos de floresta com uma produtividade mais baixa tendem a apresentar uma eficiência de uso de nutriente mais alta. Dois fatores poderiam causar estas NUEs mais altas: as árvores nas florestas mais eficientes poderiam assimilar mais energia por unidade de nutriente assimilado, ou poderiam reter nutrientes para reusá-los injetando-os de volta em seus caules antes que suas folhas caíssem. Lembre-se de que Vitousek amostrou folhas após as árvores as terem descartado, e não quando foram produzidas. As árvores tropicais evidentemente retêm fósforo em maior extensão do que as temperadas, talvez devido à sua relativa escassez nos solos tropicais altamente intemperizados.

A produção primária varia entre os ecossistemas

A produção primária varia grandemente com a latitude (Fig. 22.10). A combinação favorável de intensidade solar, temperaturas altas, chuvas abundantes e muitos nutrientes na maior parte dos trópicos úmidos resulta na mais alta produtividade da Terra. Nos ecossistemas temperados e polares, as baixas temperaturas e as longas noites de inverno reduzem a produção.

Dentro de cada cinturão latitudinal, onde a luz não varia apreciavelmente de um lugar para o outro, a produção líquida está relacionada diretamente com a temperatura e a precipitação anuais. Acima de um certo limite de disponibilidade de água, a

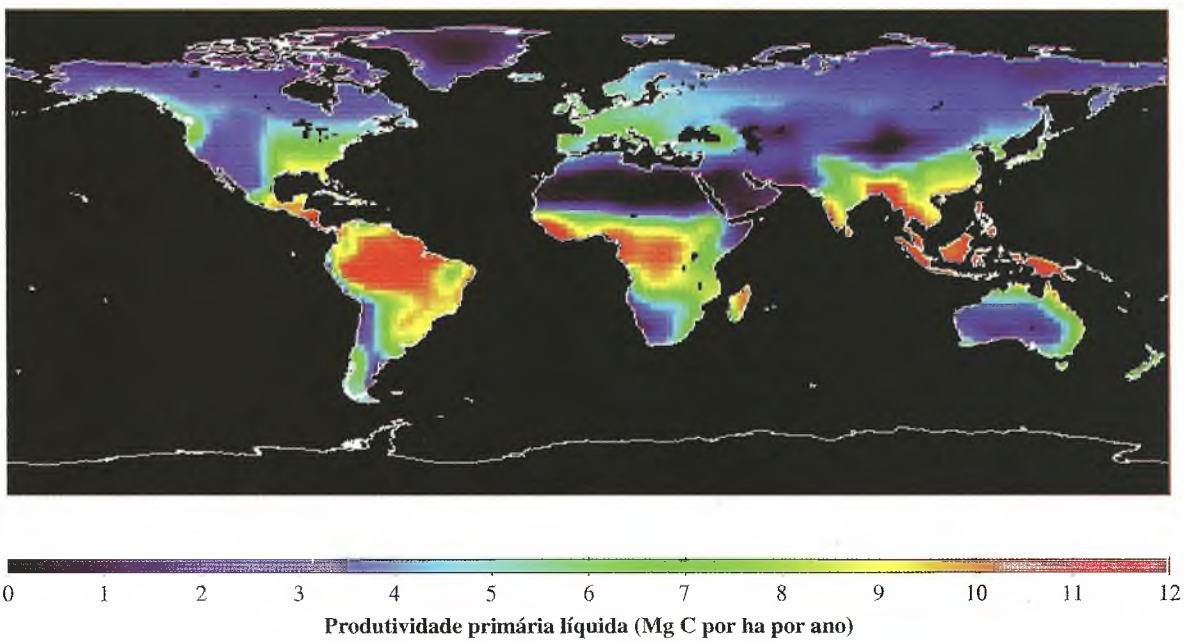


FIG. 22.10 A produtividade primária líquida é mais alta nos trópicos úmidos. Este mapa foi produzido por extrapolação de dados climáticos globais e estudos locais que descrevem a relação da produção primária líquida com a temperatura e a precipitação média anuais. A escala está em toneladas métricas (Mg; 10^6 g) de carbono por hectare por ano. Cortesia de E. A. G. Schuur.

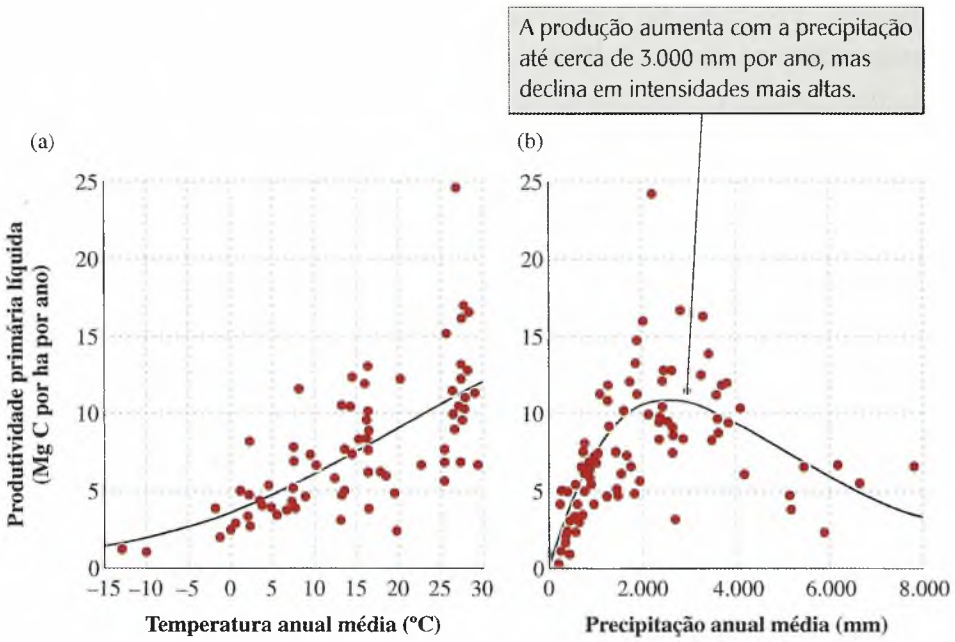


FIG. 22.11 A produtividade primária líquida nos ecossistemas terrestres é influenciada pela temperatura e precipitação. (a) A produção líquida aumenta com a temperatura. (b) A produção líquida também aumenta com a precipitação até um certo ponto, mas diminui com intensidades de precipitação anual muito altas. Os pontos do gráfico foram obtidos de sítios específicos de estudo por todo o mundo. Segundo E. A. G. Schuur. *Ecology* 84:1165–1170 (2003).

produção líquida aumenta de 0,4 grama de matéria seca por quilograma de água, nos desertos quentes, e de 1,1 g por quilograma nas pradarias de gramíneas baixas e nos desertos frios. Assim, uma dada quantidade de água sustenta quase três vezes mais produção de plantas nos climas mais frios do que nos mais quentes dentro de um dado cinturão latitudinal. Contudo, quando a precipitação excede cerca de 3.000 mm por ano — o que ocorre principalmente nos trópicos úmidos — a produção líquida de fato diminui (Fig. 22.11). Em seus estudos através de um gradiente de precipitação no Havaí, o ecólogo Edward Schuur, da Universidade da Flórida, e seus colegas demonstraram que, em áreas de alta precipitação, a decomposição de matéria orgânica é reduzida nos solos alagados. Assim, o nitrogênio e outros nutrientes são regenerados apenas lentamente dos detritos orgânicos no solo; essa taxa reduzida de regeneração de nutrientes por sua vez depleciona a produção de plantas.

A produção primária líquida por unidade de área varia muito entre os tipos de *habitats* aquáticos e terrestres (Fig. 22.12). Como vimos, a produtividade da vegetação terrestre é mais alta nos trópicos úmidos e mais baixa nos *habitats* de tundra e deserto. Os ecossistemas de pântano e alagado, que ocupam a interface entre os *habitats* terrestres e aquáticos, podem produzir mais biomassa anualmente do que as florestas tropicais, porque a água está continuamente disponível e os nutrientes são rapidamente regenerados nos sedimentos lodosos que circundam as raízes das plantas.

No oceano aberto, os restos de organismos mortos tendem a afundar para as profundezas, e a regeneração de nutrientes ocorre na maioria dos casos nos sedimentos do fundo do oceano. Os nutrientes são escassos nas superfícies iluminadas das águas, onde os níveis baixos de nutrientes limitam a produtividade a um décimo daquela da floresta temperada, ou até mesmo menos. As zonas de ressurgência (onde os nutrientes atingem a superfície vindo das águas profundas) e as áreas de plataforma continental (onde os sedimentos do fundo em águas rasas trocam rapidamente nutrientes com as águas superficiais) sustentam uma produção maior. Os estuários, os recifes de coral e os leitos costeiros de algas, onde os nutrientes são geralmente abundantes e tendem a recircular localmente, são os ecossistemas marinhos mais produtivos. A produção primária nos ambientes de água doce é consideravelmente mais alta do que a do oceano aberto. A produção de água doce é mais alta em rios, lagos rasos e pequenos lagos, onde os nutrientes são mais abundantes, e mais baixa em correntes límpidas e lagos profundos.

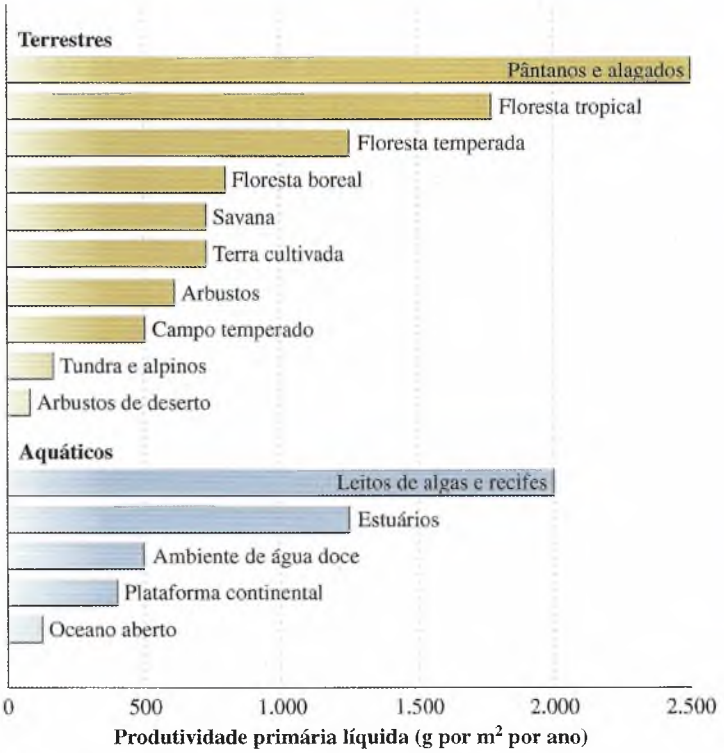


FIG. 22.12 A produtividade primária líquida varia entre os tipos de *habitats*. Dados de R. H. Whittaker e G. E. Likens, *Human Ecol.* 1:357–369 (1973).

Somente 5%–20% da energia assimilada passa entre os níveis tróficos

A produção primária forma a base das cadeias alimentares ecológicas e é a fonte de toda energia química no sistema. Quanto desta energia atinge os níveis tróficos superiores? As abundâncias e a atividade biológica dos organismos nos níveis tróficos mais altos dependem da transferência de energia para cima na cadeia alimentar a partir dos produtores primários (veja a pirâmide de energia na Fig. 22.1). A quantidade que atinge o topo depende de quão eficientemente a energia assimilada é convertida em crescimento e reprodução — a biomassa que pode ser consumida pelo próximo nível trófico. As transformações bioquímicas nas plantas dissipam muito da energia da produção primária bruta antes de ela ser consumida pelos herbívoros se alimentando no próximo nível trófico. A cada passo adicional na cadeia alimentar, 80%–95% da energia é perdida. Toda a gramínea da África empilhada junto tornaria pequenino um monte com todos os gafanhotos, gazelas, zebras, gnus e outros animais que comem as gramíneas. Este monte de herbívoros, por sua vez, tornaria ridiculamente pequeno um amontoado com todos os leões, as hienas e os outros carnívoros que se alimentam deles.

Como Raymond Lindeman primeiro colocou em 1942, a quantidade de energia que atinge cada nível trófico depende tanto da produção primária líquida na base da cadeia alimentar quanto das eficiências das transferências de energia em cada nível trófico. Da energia luminosa assimilada pela fotossíntese (produção primária bruta), as plantas usam entre 15% e 70% para se manterem, dependendo do ambiente e da forma de crescimento. As que vivem nos trópicos tipicamente têm taxas mais altas de respiração em relação à fotossíntese do que as plantas dos ambientes mais frios. A energia respirada usada para manutenção é por fim perdida como calor, dessa forma tornando-se indisponível para os consumidores.

Os herbívoros e os carnívoros são mais ativos do que as plantas e gastam correspondentemente mais de sua energia assimilada na manutenção. Em consequência, a produção em cada nível trófico é tipicamente de apenas 5%–20% daquela do nível abaixo dele. Os ecólogos se referem ao percentual de energia transferido de um nível trófico para o seguinte como a **eficiência ecológica** ou *eficiência de cadeia alimentar*.

Muitos estudos das eficiências ecológicas levaram à generalização de que 10% de energia são passados de um nível trófico para o seguinte. Esta não é uma lei fixa, porque diversos fatores influentes podem aumentar ou diminuir este percentual. Contudo, uma consequência simples e surpreendente desta regra geral de 10% é que somente 1% da energia total assimilada pelos produtores primários termina como produção no terceiro nível trófico. Muito pouca energia está disponível para sustentar os consumidores nos níveis tróficos ainda mais altos. Assim, a pirâmide de energia estreita-se muito rapidamente à medida que se sobe de um nível trófico para o próximo. Estas observações sugerem que os humanos, que já comandam uma parte tão grande da produção primária total da Terra, podem aumentar seus suprimentos alimentares principalmente ao comer mais baixo na cadeia alimentar — isto é, comendo mais produtos vegetais e menos animais.

Para compreender por que as eficiências ecológicas são somente de 5%–20%, devemos examinar como os consumidores fazem uso da energia do alimento que consomem. A despeito da origem do alimento, o organismo usa sua energia para se manter, dar combustível às suas atividades e crescer e se reproduzir. Uma vez ingerida, a energia nos alimentos segue diversas vias pelo organismo. Para começar, muitos componentes dos alimentos não são facilmente digeríveis, tais como cabelos, penas, exoesqueletos de insetos, cartilagens e ossos dos alimentos animais, e materiais estruturais, como celulose e lignina, dos alimentos vegetais (Fig. 22.13). Estas substâncias podem ser defecadas ou regurgitadas, e a energia que contêm é denominada de **energia egestada**. O que um organismo digere e absorve se constitui em sua **energia assimilada**; assim, energia ingestada menos energia egestada = energia assimilada. A parte desta energia assimilada usada para atender as necessidades metabólicas, a maioria da qual escapa do organismo como calor, constitui a sua **energia respirada**. Os animais excretam uma outra parte, normalmente menor, da energia assimilada na forma de rejeitos orgânicos nitrogenados (principalmente amônia, ureia ou ácido úrico) produzida quando a dieta contém um excesso de nitrogênio; a parte da energia assimilada que é excretada é chamada de **energia excretada**. A energia assimilada retida pelo organismo torna-se disponível para o crescimento e a reprodução. A nova biomassa produzida pelo crescimento e reprodução se torna disponível para alimentar os organismos do próximo nível trófico: energia assimilada – respiração – excreção = produção.

FIG. 22.13 Nem todos os componentes dos alimentos podem ser assimilados. O material vegetal fibroso não digerido nestas fezes de elefantes representa energia egestada. Fotografia de R. E. Ricklefs.

A eficiência de assimilação

O valor de energia das plantas para seus consumidores depende da sua qualidade — isto é, de quanta celulose, lignina e outros materiais indigeríveis elas contêm. Mais formalmente, a **eficiência de assimilação** é a razão da energia assimilada para a ingerida, normalmente expressa em percentual. Os herbívoros assimilam cerca de 80% da energia na semente e 60%–70% daquela na vegetação jovem. A maioria dos pastadores (elefantes, gado, gafanhotos) extrai 30%–40% da energia de seus alimentos. Os milípedes que comem madeira em decomposição, constituída em sua maior parte de celulose e lignina (e os micro-organismos que ocorrem em madeiras em decomposição), assimilam somente 15% da energia de sua dieta. Os alimentos de origem animal são mais facilmente digeríveis do que os de origem vegetal. As eficiências de assimilação da maioria dos consumidores secundários variam de 60% a 90%.

Todos os organismos exigem nutrientes assim como energia. Um desequilíbrio se desenvolve quando os nutrientes essenciais

estão presentes em proporções diferentes nos suprimentos alimentares de um consumidor e não em seus próprios tecidos. Neste caso, a eficiência de assimilação cai, porque os consumidores devem processar grandes quantidades de alimento para obter o nutriente limitante. O estudo do equilíbrio entre o que vai para dentro e que vem para fora é denominado de **estequiometria**. Em ecologia, os princípios da estequiometria são muitas vezes aplicados para compreender as relações entre os nutrientes no alimento consumido e na biomassa produzida. Os desequilíbrios representam nutrientes não utilizados, que devem ser egestados ou excretados, e eficiência ecológica reduzida. Suponha, por exemplo, que os tecidos de um consumidor contenham nitrogênio e fósforo na razão 10:1. Se este consumidor se alimentar de uma presa com uma razão N:P de 20:1, então para assimilar fósforo suficiente para construir seus tecidos ele teria que assimilar duas vezes mais nitrogênio do que o necessário, e o nitrogênio em excesso teria que ser excretado. As considerações estequiométricas influenciam não apenas a eficiência das transferências de materiais e energia para cima na cadeia alimentar, mas também a produção de rejeitos que podem então ser usados por outros consumidores com requisitos de equilíbrio de nutrientes diferentes.

As razões de nutrientes exigidas por espécies diferentes variam dependendo dos aspectos de sua biologia. Por exemplo, as diatomáceas têm altas demandas de silício porque produzem células de vidro para proteção (veja a Fig. 2.6). Os vertebrados exigem grandes quantidades de cálcio e fósforo para o crescimento dos ossos. As aves e os mamíferos que são frutívoros normalmente têm que suplementar suas dietas com conchas de caracóis ou mordidas em calcário para atingir o equilíbrio de nutriente correto. As taxas de crescimento e outros atributos da história de vida também podem influenciar o equilíbrio de nutrientes dos organismos. Os copépodos calanoides marinhos de crescimento lento (Fig. 22.14a) têm razões N:P altas que chegam a 50:1. Os copépodos de água doce de crescimento mais rápido do gênero *Daphnia* (Fig. 22.14b) têm razões N:P abaixo de 15:1 por causa das grandes quantidades de fósforo necessárias para sintetizar os ácidos nucleicos necessários para o seu rápido crescimento.

Cada organismo cresce, e cada um produz filhotes. A energia canalizada para o crescimento e a reprodução, como um percentual da energia total assimilada, é a **eficiência de produção líquida**. Os animais homeotérmicos ativos apresentam eficiências baixas de produção líquida: as das aves são menores do que 1% e as dos pequenos mamíferos com altas taxas reprodutivas atingem até 6%. Estes organismos usam a maior parte da energia assimilada para manter o equilíbrio de sal, circular o sangue, produzir calor para a termorregulação e se mover. Por outro lado, os animais sedentários pecilotérmicos, particularmente as espécies aquáticas, canalizam até 75% de sua energia assimilada para o crescimento e a reprodução.

Cadeias alimentares de detritos

As plantas terrestres, especialmente as espécies lenhosas, alocam muito da sua produção para as estruturas que são difíceis de ingerir, para não falar de digerir. Em consequência, mesmo que os herbívoros tenham adaptações especializadas para extrair a energia das plantas, ainda tendem a ter eficiências de assimilação baixas. A maior parte da produção das plantas terrestres é consumida como **detritos** — restos mortos de plantas e excretas indigeríveis de herbívoros — por organismos especializados para atacar a lenha, a serapilheira de folhas e a egesta de plantas fibrosas. Este particionamento entre os herbívoros e os detritívoros estabelece duas cadeias de alimentação paralelas nas comunidades terrestres. A primeira se origina quando os animais relativamente grandes se alimentam da vegetação folhosa, frutos e sementes; a segunda quando os animais relativamente peque-

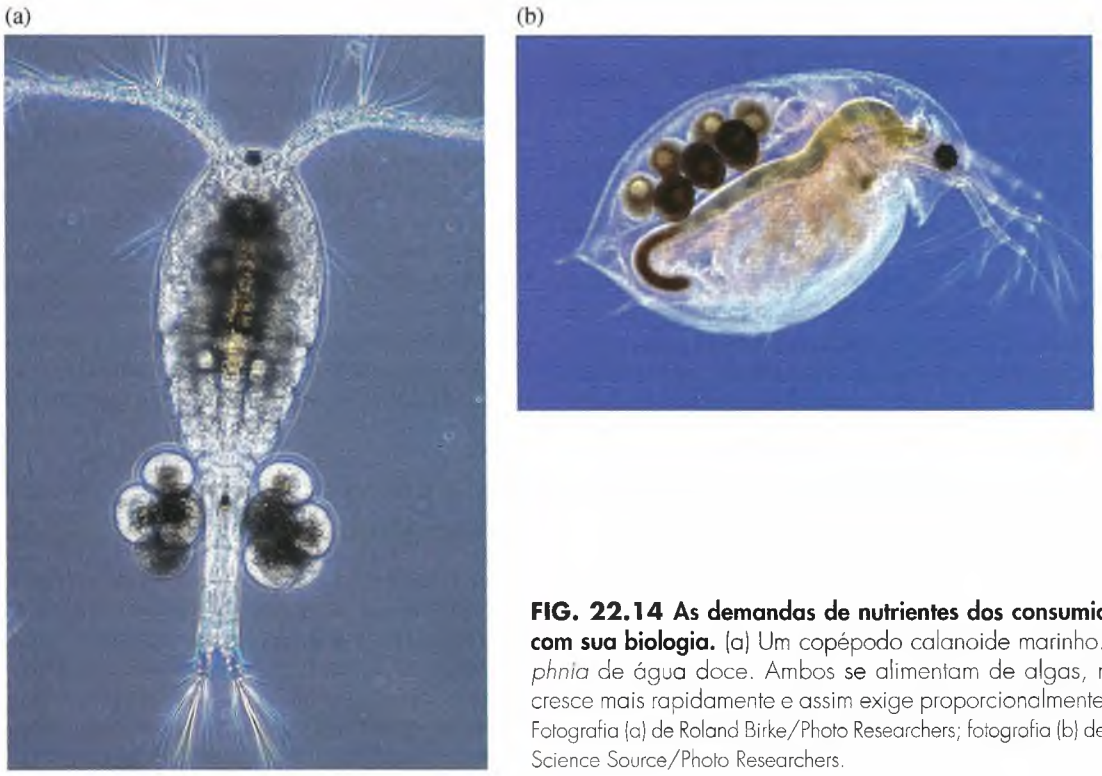


FIG. 22.14 As demandas de nutrientes dos consumidores variam com sua biologia. (a) Um copépodo calanoide marinho. (b) Uma *Daphnia* de água doce. Ambos se alimentam de algas, mas *Daphnia* cresce mais rapidamente e assim exige proporcionalmente mais fósforo. Fotografia (a) de Roland Birke/Photo Researchers; fotografia (b) de M. I. Walker/Science Source/Photo Researchers.

nos e os micro-organismos consomem detritos da serapilheira e do solo. Estas cadeias alimentares separadas às vezes se misturam consideravelmente nos níveis tróficos mais altos, mas a energia dos detritos tende a se mover para dentro da cadeia alimentar mais lentamente do que a energia assimilada pelos herbívoros.

A relativa importância das cadeias alimentares de base herbívora e detritívora varia muito entre os ecossistemas. Os herbívoros predominam nas comunidades de plâncton dos oceanos e lagos, e os detritívoros, nos ecossistemas terrestres. A proporção da produção primária líquida que entra em cada uma dessas cadeias alimentares depende da alocação relativa de tecidos de plantas entre as funções estrutural e sustentadora, por um lado, e as funções de crescimento e fotossintetizadoras, por outro. Diversos estudos têm mostrado que os herbívoros consomem 1,5%–2,5% da produção primária líquida nas florestas decíduas temperadas, 12% dela nos *habitats* de campos abandonados e 60%–99% dela nas comunidades de plâncton.

A energia se move através dos ecossistemas em diferentes velocidades

A eficiência ecológica determina a proporção da energia assimilada pelas plantas que por fim atinge cada nível trófico acima de um ecossistema. A *taxa* de transferência de energia entre os níveis tróficos ou, de outra forma, o **tempo de residência** da energia em cada nível trófico proporciona um segundo índice para a dinâmica da energia no ecossistema. Numa dada taxa de produção, o tempo de residência da energia e sua quantidade armazenada na biomassa viva e nos detritos estão diretamente relacionados: quanto maior o tempo de residência, maior a acumulação de energia.

O tempo de residência médio da energia num determinado nível é igual à energia armazenada nos tecidos dos organismos dividido pela taxa na qual a energia é convertida em biomassa, ou produtividade líquida:

$$\text{tempo de residência (anos)} = \frac{\text{energia armazenada na biomassa (kJ/m}^2\text{)}}{\text{produtividade líquida (kJ/m}^2\text{ por ano)}}$$

Quando a biomassa é substituída por energia, esta equação expressa a **razão de acumulação de biomassa**. Por exemplo, as plantas nas florestas tropicais úmidas produzem matéria seca numa taxa média de 1,8 kg por m^2 por ano e têm uma biomassa viva média de 42 kg por m^2. Inserindo estes valores na equação acima, temos uma razão de acumulação de biomassa de 23 anos (42/1,8), o tempo de residência médio da biomassa nas plantas da floresta tropical. Os tempos de residência médios para os produtores primários variam de mais de 20 anos nos ecossistemas de floresta a menos de 20 dias nos aquáticos de base fitoplanctônica (Fig. 22.15). Em todos os ecossistemas, contudo, alguma energia persiste, enquanto alguma desaparece rapidamente. Por exemplo, os comedores de folhas e os comedores de raízes consomem boa parte da biomassa acumulada pelas árvores de floresta durante o ano de sua produção — alguns deles em dias. Por outro lado, a biomassa acumulada na celulose e lignina nos troncos das árvores pode não ser reciclada por séculos.

A Fig. 22.15 subestima o tempo de residência médio da energia na matéria orgânica porque não inclui a acumulação de matéria orgânica morta na serapilheira de folhas. O tempo de residência da energia na serapilheira acumulada pode ser determinado por uma equação análoga àquela anterior:

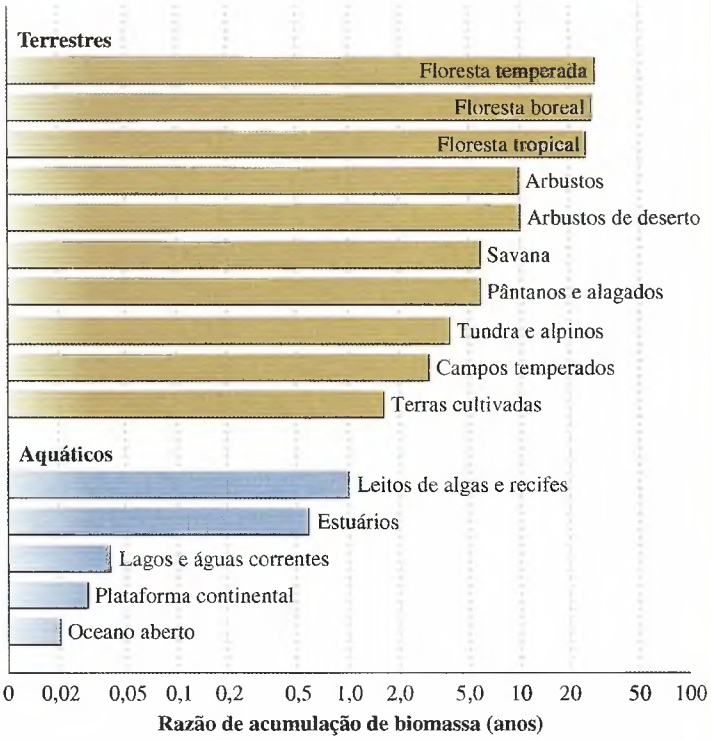


FIG. 22.15 As razões de acumulação de biomassa para os produtores primários variam entre os ecossistemas. Dados de R. H. Whittaker e G. E. Likens, *Human Ecol.* 1:357–369 (1973).

$$\text{tempo de residência (anos)} = \frac{\text{acumulação na serapilheira (g/m}^2\text{)}}{\text{taxa de queda na serapilheira (g/m}^2\text{ por ano)}}$$

Nos ecossistemas de floresta, este valor varia de 3 meses nos trópicos úmidos até 1–2 anos em *habitats* tropicais de montana secos, 4–16 anos no sudoeste dos Estados Unidos e mais de 100 anos em montanhas temperadas e regiões boreais. As altas temperaturas e umidades nas baixadas das regiões tropicais criam condições ótimas para uma rápida decomposição da serapilheira. A acumulação de serapilheira, húmus e outros materiais orgânicos nos solos nas altas latitudes, particularmente na extensa floresta boreal e nos ecossistemas de tundra do Hemisfério Norte, representa um importante depósito de carbono orgânico e um sumidouro para o carbono atmosférico produzido pela combustão de combustíveis fósseis. O aquecimento do clima nas altas latitudes do norte está começando a acelerar a decomposição destes depósitos de carbono orgânico, liberando o CO_2 para a atmosfera e potencialmente acelerando o aquecimento climático.

A energética do ecossistema resume o movimento da energia

O fluxo de energia através de um ecossistema e a eficiência de sua transferência descrevem certos aspectos da estrutura daquele ecossistema: o número de níveis tróficos, a importância relativa de detritívoros e herbívoros, os valores de equilíbrio de biomassa e detritos acumulados e as taxas de troca de matéria orgânica. A importância destas medidas para compreender o funcionamento do ecossistema foi discutida por Lindeman, que

FIG. 22.16 O Lago Cedar Bog, em Minnesota, tem sido um sítio de importantes estudos sobre o fluxo de energia dos ecossistemas aquáticos. Cortesia de G. David Tilman, Universidade de Minnesota.

construiu o primeiro balanço energético para uma comunidade biológica inteira — a do Lago Cedar Bog, em Minnesota (Fig. 22.16). Os estudos de fluxo de energia subsequentes ratificaram a utilidade da energia como uma moeda universal na ecologia, um denominador comum ao qual todas as populações e seus consumos podem ser reduzidos.

O balanço total de energia de um ecossistema reflete um equilíbrio entre entradas e saídas, como uma conta no banco. O ecossistema ganha energia através da assimilação fotossintética de energia do Sol pelos autótrofos e do transporte de matéria orgânica de fontes externas para dentro do sistema. Os materiais orgânicos produzidos fora do sistema são denominados de entradas *alóctones* (do grego *chthonos*, "da terra", e *allos*, "outro"). A energia derivada da fotossíntese dentro do sistema é denominada de produção *autóctone*. Num estudo em Root Spring, perto de Concord, Massachusetts, os herbívoros assimilaram energia numa taxa de 0,31 W/m^2, mas a produtividade líquida das plantas e algas aquáticas foi somente de 0,09 W/m^2; o balanço foi calculado de fora do sistema pelas folhas caídas nas águas correntes da vegetação do entorno. Em geral, a produção autóctone predomina nos grandes rios, lagos e na maior parte dos ecossistemas marinhos, bem como nos ecossistemas terrestres; as entradas alóctones constituem a maior parte do balanço de energia em pequenos córregos e nascentes sob os dosséis fechados das florestas. A vida nas cavernas e nas profundidades abissais dos oceanos, onde nenhuma luz penetra, subsiste da energia transportada de fora.

Muitos ecossistemas, incluindo o de Root Spring, acumulam energia na forma de carbono orgânico nos sedimentos ou na biomassa. O balanço de ganhos e perdas de carbono no ecossistema é denominado de **produção líquida do ecossistema**, uma medida da acumulação líquida de carbono. Suspeita-se que os balanços de carbono do ecossistema sejam bem equilibrados, em cujo caso a produção do ecossistema é zero, ou um pouco positivos. Um sistema não pode persistir por muito tempo com uma produção líquida de ecossistema negativa. Os sistemas com produção líquida positiva servem como importantes sorvedouros de carbono. O carbono sequestrado da atmosfera na forma de compostos orgânicos na biomassa viva e no solo não tem "efeito estufa" sobre a atmosfera.[1] Os ecossistemas aquáticos, especialmente os marinhos, são acumuladores importantes de carbono nos segmentos de água profunda, tanto na forma de carbono orgânico quanto na de carbonato de cálcio.

A produção líquida no ecossistema é difícil de estimar numa escala global, na qual os números realmente importam. Um conjunto recente de cálculos para os ecossistemas terrestres sugere que cerca de 1%–2% da produção primária bruta total na superfície da Terra é retida como carbono armazenado. Isso significa cerca de 2 bilhões de toneladas de carbono por ano — nem perto de compensar as quase 8 bilhões de toneladas de carbono produzidas a cada ano pelos humanos na queima de combustíveis fósseis, mais os bilhões de toneladas adicionais liberadas por queimadas de florestas com origem em atividades humanas. Olharemos mais de perto esse tema na ciclagem do carbono no próximo capítulo.

[1] N.R.T.: Embora a frase esteja um pouco estranha, parece que o autor quis apenas enfatizar que, dos diversos compartimentos de carbono, somente o atmosférico causa aquecimento do clima.

RESUMO

1. Charles Elton descreveu as comunidades biológicas como sistemas conectados e unidos pelas relações de alimentação. A. G. Tansley levou essa ideia um passo à frente ao descrever o organismo e suas vizinhanças físicas como uma unidade funcional, que chamou de ecossistema.

2. Alfred J. Lotka concebeu a ideia de ecossistemas como sistemas transformadores de energia que se conformam com os princípios termodinâmicos. Raymond Lindeman, em 1942, acrescentou e popularizou as ideias de Lotka, Tansley e Elton.

3. Eugene P. Odum foi pioneiro em colocar a energia como uma moeda comum para descrever a estrutura e a função dos ecossistemas.

4. A produção primária é o processo pelo qual as plantas, as algas e algumas bactérias capturam a energia da luz e a transfor-

mam em energia de ligações químicas nos carboidratos através da fotossíntese. A produção primária bruta é a energia total assimilada pela fotossíntese. A produção primária líquida é a energia acumulada na biomassa fotossintetizadora; assim, ela é a produção primária bruta menos a respiração.

5. A unidade de produção primária é energia por unidade de área por unidade de tempo, mas diversas outras medidas podem ser usadas como equivalentes, incluindo a biomassa coletada, o dióxido de carbono ou o fluxo de oxigênio, ou a assimilação do carbono radioativo (C^{14}).

6. O nível de intensidade luminosa na qual a fotossíntese equilibra a respiração é chamado de ponto de compensação. A taxa da fotossíntese aumenta com o aumento da intensidade de luz até um ponto de saturação, acima do qual se mantém constante.

7. A eficiência fotossintética (percentual de energia na luz do Sol convertido em produção primária durante a estação de crescimento) é de 1%–2% na maioria dos *habitats*.

8. A produção de plantas em muitos ambientes terrestres está limitada pela disponibilidade de água e varia com ela. A eficiência do uso da água é a razão da produção (em gramas de massa seca) para a água transpirada (em quilogramas). A eficiência do uso da água tipicamente varia entre 1 e 2 g por kg; ocasionalmente atinge 4–6 g por kg em espécies adaptadas à seca.

9. A disponibilidade de nutrientes também limita a produção. Assim, a produção pode ser intensificada pela adição de diversos nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo. A adição de nutrientes estimula a produção mais fortemente nos sistemas onde as entradas de nutrientes são mais baixas.

10. A eficiência de uso de nutrientes (NUE) é a razão de produção de matéria seca para a assimilação de um determinado nutriente, tal como nitrogênio ou fósforo.

11. A produção primária é maior nos trópicos úmidos. A produção primária líquida geralmente aumenta com a temperatura e a precipitação, mas declina dos níveis de precipitação mais altos. Entre os ecossistemas aquáticos, os estuários, os recifes de coral e os leitos de algas costeiras estão entre os mais produtivos.

12. O movimento de energia através de uma cadeia alimentar pode ser caracterizado pela eficiência de transferência de energia de um nível trófico para o próximo, conhecida como eficiência ecológica. A eficiência de assimilação é a razão da assimilação para a ingestão, e a eficiência de produção líquida é a razão da produção para a assimilação.

13. A eficiência de assimilação nos consumidores depende da qualidade da dieta, particularmente da quantidade de material estrutural resistente à digestão que contém. A eficiência de assimilação varia de cerca de 15% a 90%.

14. A eficiência de assimilação também depende do equilíbrio entre as proporções de nutrientes na dieta e as proporções daqueles nutrientes exigidos pelo consumidor.

15. A biomassa que não é assimilada, porque não é consumida ou digerida, se torna parte da cadeia alimentar de detritos.

16. O tempo de residência médio da energia ou biomassa num nível trófico é a razão da energia ou biomassa para a produtividade líquida. Os tempos de residência médios para os produtores primários variam de 20 anos em algumas florestas até 20 dias ou menos nos ecossistemas aquáticos de base planctônica.

17. A produção ecossistêmica líquida é o balanço de ganhos e perdas de carbono no ecossistema. Uma produção ecossistêmica líquida positiva representa um sumidouro de carbono que remove CO_2 da atmosfera.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que é a eficiência de transferência de energia entre dois níveis tróficos geralmente muito baixa?

2. Compare e confronte o movimento de energia e de nutrientes nos ecossistemas.

3. Como os ecólogos distinguem entre a produção primária bruta e a líquida?

4. Explique como a luz pode limitar o crescimento no ponto de compensação de uma planta, mas não acima do ponto de saturação.

5. Por que deveria o crescimento da planta ser mínimo quando o nitrogênio ou o fósforo é aplicado sozinho, mas muito maior quando os dois são aplicados juntos?

6. Numa determinada latitude, que fatores ambientais determinam a produtividade de um ecossistema?

7. Por que dietas diferentes de plantas resultam em eficiências de assimilação muito diferentes para os herbívoros?

8. Por que os tempos de residência são muito maiores nos ecossistemas de floresta do que nos ecossistemas aquáticos de base fitoplanctônica?

9. Por que deveria a Terra sustentar uma população humana maior se os humanos comessem produtos vegetais em vez de animais?

LEITURAS SUGERIDAS

Cook, R. E. 1977. Raymond Lindeman and the trophic–dynamic concept in ecology. *Science* 198:22–26.

Dutta, K., et al. 2006. Potential carbon release from permafrost soils of Northeastern Siberia. *Global Change Biology* 12:2336–2351.

Elser, J. J., et al. 1996. Organism size, life history, and N-P stoichiometry. *BioScience* 46:674–684.

Elser, J. J., et al. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10:1135–1142.

Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:19–38.

Field, C. B., et al. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281:237–240.

Golley, F. B. 1994. *A History of the Ecosystem Concept in Ecology.* Yale University Press, New Haven, Conn.

Hessen, D. O., et al. 2004. Carbon, sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology* 85:1179–1192.

Howarth, R. W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:89–110.

Kay, A., et al. 2004. Stoichiometric relations in an ant–treehopper mutualism. *Ecology Letters* 7:1024–1028.

Laws, R. M. 1985. The ecology of the Southern Ocean. *American Scientist* 73:26–40.

Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:367–374.

Lindeman, R. 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399–418.

Lovett, G., J. Cole, and M. Pace. 2006. Is net ecosystem production equal to ecosystem carbon accumulation? *Ecosystems* 9:152–155.

Melillo, J. M., et al. 2002. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science* 298:2173–2176.

Odum, E. P. 1968. Energy flow in ecosystems: A historical review. *American Zoologist* 8:11–18.

Pauly, D., and V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374:255–257.

Randerson, J. T., et al. 2002. Net ecosystem production: A comprehensive measure of net carbon accumulation by ecosystems. *Ecological Applications* 12:937–947.

Schade, J. D., et al. 2005. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: Balancing resource supply and demand. *Oikos* 109:40–51.

Schuur, E. A. G. 2003. Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84:1165–1170.

Schuur, E. A. G., O. A. Chadwick, and P. A. Matson. 2001. Carbon cycling and soil carbon storage in mesic to wet Hawaiian montane forests. *Ecology* 82:3182–3196.

Stanhill, G. 1986. Water use efficiency. *Advances in Agronomy* 39:53–85.

Webb, W., et al. 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology* 59:1239–1247.

Whittaker, R. H., and G. E. Likens. 1973. Primary production: The biosphere and man. *Human Ecology* 1:357–369.

Wiegert, R. G. 1988. The past, present, and future of ecological energetics. In L. R. Pomeroy and J. J. Albert (eds.), *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View,* pp. 29–55. Springer-Verlag, New York.

Zimov, S. A., E. A. G. Schuur, and F. S. Chapin. 2006. Permafrost and the global carbon budget. *Science* 312:1612–1613.

CAPÍTULO 23

Caminhos dos Elementos nos Ecossistemas

Deveria você estar preocupado com a mudança nas concentrações de dióxido de carbono (CO_2) na atmosfera da Terra? A queima de combustíveis fósseis e de florestas aumentou a concentração atmosférica do CO_2 de 280 para 385 ppm (partes por milhão) desde o início da Revolução Industrial. A maioria dessa mudança foi produzida nas últimas décadas, e as projeções mostram que esta tendência é crescente. Esses aumentos no CO_2 e em outros gases "de estufa" na atmosfera poderiam causar mudanças dramáticas no clima através de um aquecimento global, mudanças talvez da ordem que experimentamos durante os eventos extremos do *El Niño*. Tal cenário poderia reduzir a produção agrícola e deslocar parte da população humana. Mas as grandes preocupações também incluem um aumento no nível do mar, devido ao derretimento das calotas de gelo, e a expansão das águas superficiais dos oceanos à medida que se aquecem. Estas mudanças poderiam inundar áreas costeiras, causando choques econômicos e deslocamento na distribuição das populações humanas.

Contudo, a Terra já testemunhou mudanças muito maiores nas concentrações de dióxido de carbono no passado. Antes da Revolução Industrial, as concentrações de CO_2 provavelmente estavam em seu nível mais baixo de toda a história geológica. Há uma importante diferença, contudo, entre o presente e o passado: os níveis de CO_2 estão mudando mais rapidamente do que o fizeram em toda a história da Terra.

Compreender por que os níveis de CO_2 estão subindo, e como os processos ecossistêmicos poderiam responder a esta tendência, depende da compreensão básica das fontes e dos sumidouros de carbono e outros elementos na biosfera. Esses elementos ciclam continuamente através dos ecossistemas. As vias por onde circulam são determinadas pelas transformações químicas específicas, nas quais cada elemento participa. Os organismos — incluindo os humanos — transportam elementos através de seus ciclos nos ecossistemas sempre que executam transformações de energia bioquímica. Este capítulo mostra como os processos físicos, químicos e biológicos resultam na ciclagem dos elementos nos ecossistemas. Veremos que muitos aspectos da ciclagem dos elementos fazem sentido somente quando se compreende que as transformações químicas e de energia passam de mão em mão.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As transformações de energia e a ciclagem dos elementos estão intimamente conectadas
- Os ecossistemas podem ser modelados como uma série de compartimentos conectados
- A água proporciona um modelo físico de ciclagem de elementos nos ecossistemas
- O ciclo do carbono está intimamente ligado ao fluxo de energia através da biosfera
- O nitrogênio assume muitos estados de oxidação em seu ciclo através dos ecossistemas
- O ciclo do fósforo é quimicamente descomplicado
- O enxofre existe em muitas formas oxidadas e reduzidas
- Os micro-organismos assumem diversos papéis nos ciclos dos elementos

Diferente da energia que é perdida em forma de calor, os elementos químicos permanecem na biosfera, onde ciclam continuamente entre os organismos e os ambientes físicos. Os organismos usam os compostos inorgânicos da crosta ou da atmosfera da Terra para sintetizar os compostos orgânicos, mas, uma vez assimilados em formas biológicas, são reciclados de novo e de novo pelos organismos antes de serem perdidos para os sedimentos, correntes e lençóis freáticos, ou escapar para a atmosfera como gases. Embora a energia solar assimilada pelos autótrofos seja "nova" energia recebida de fora da biosfera, a maior parte dos materiais nutritivos assimilados pelos autótrofos já foi utilizada antes. As raízes das plantas podem absorver a amônia do solo que foi lixiviada das folhas em decomposição no chão da floresta naquele mesmo dia. As folhas podem assimilar o CO_2 produzido recentemente por plantas, animais, ou respiração microbiana. A despeito da fonte, os átomos dos indivíduos já passaram por ali antes.

As transformações de energia e a ciclagem dos elementos estão intimamente conectadas

Os organismos ajudam a transportar os elementos químicos através dos seus ciclos nos ecossistemas sempre que executam transformações bioquímicas necessárias para sustentar seus processos de vida. As transformações que incorporam as formas inorgânicas de alimentos em moléculas de organismos são processos **assimilativos**. Um exemplo de transformação assimilativa de um elemento é a fotossíntese, na qual as plantas usam a energia solar para mudar uma forma inorgânica de carbono (CO_2) em uma forma orgânica de carbono encontrada nos carboidratos. Na ciclagem global do carbono, a fotossíntese é equilibrada pela respiração, um processo complementar **desassimilativo** que envolve a transformação de carbono orgânico de volta para uma forma inorgânica, acompanhada por liberação de energia.

Nem todas as transformações químicas dos elementos nos ecossistemas acontecem dentro de organismos vivos, e nem todas envolvem a assimilação líquida ou liberação de quantidades úteis de energia. Muitas reações químicas ocorrem no ar, no solo e na água. Algumas dessas reações convertem elementos em formas que os organismos podem assimilar. A intemperização da rocha matriz, por exemplo, libera certos elementos (potássio, fósforo e silício, por exemplo) dos compostos na rocha e os torna disponíveis para os organismos. As tempestades de raios produzem pequenas quantidades de nitrogênio reduzido (amônia, NH_3) a partir de nitrogênio molecular (N_2) e vapor de água (H_2O) na atmosfera, que as plantas e os micróbios podem assimilar. Tais reações podem ter estado envolvidas na origem da vida propriamente dita. Outros processos físicos e químicos, como a precipitação de carbonato de cálcio nos oceanos, removem elementos de circulação e os incorporam nas rochas na crosta terrestre, onde permanecem intocados por éons.

A maioria das transformações de energia bioquímica está associada com a oxidação e a redução do carbono, oxigênio, nitrogênio e enxofre. Um átomo é *oxidado* quando fornece elétrons e *reduzido* quando aceita elétrons. Num certo sentido, os elétrons carregam com eles uma parte da energia contida em um átomo. Após ser oxidado, um átomo libera energia junto com os elétrons que elimina; após ser reduzido, um átomo ganha energia junto com os elétrons que recebe.

Nas transformações bioquímicas, uma oxidação que libera energia é acompanhada de uma redução que consome, e a energia é transferida dos reagentes numa reação para os produtos na outra (Fig. 23.1). Tais transformações acopladas são possíveis somente quando o lado da oxidação libera pelo menos tanta energia quanto o lado da redução exige. As trocas de energia associadas com as diversas transformações químicas variam muito, contudo, dependendo dos compostos envolvidos e do número de elétrons trocados. A natureza do mundo físico é tal que as energias de duas transformações raramente se equivalem. A energia suprida por uma oxidação em excesso daquela exigida por uma redução acoplada não pode ser usada e é perdida na forma de calor. Estes desequilíbrios são responsáveis pela ineficiência termodinâmica dos processos da vida do funcionamento global dos ecossistemas.

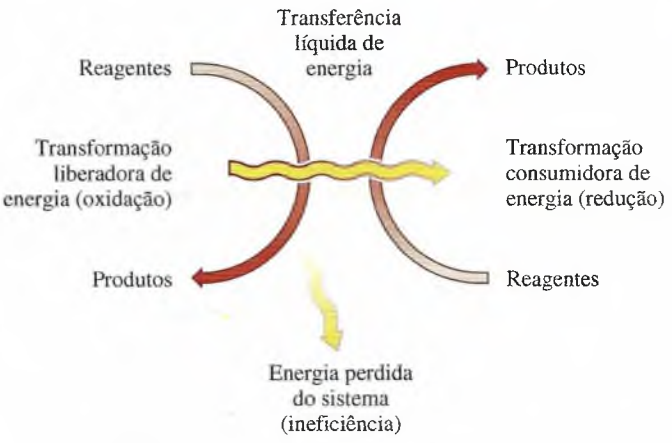


FIG. 23.1 O acoplamento de transformações químicas produtoras e consumidoras de energia é a base do fluxo de energia nos ecossistemas. A energia é transferida dos reagentes numa oxidação produtora de energia para os produtos de uma redução consumidora de energia.

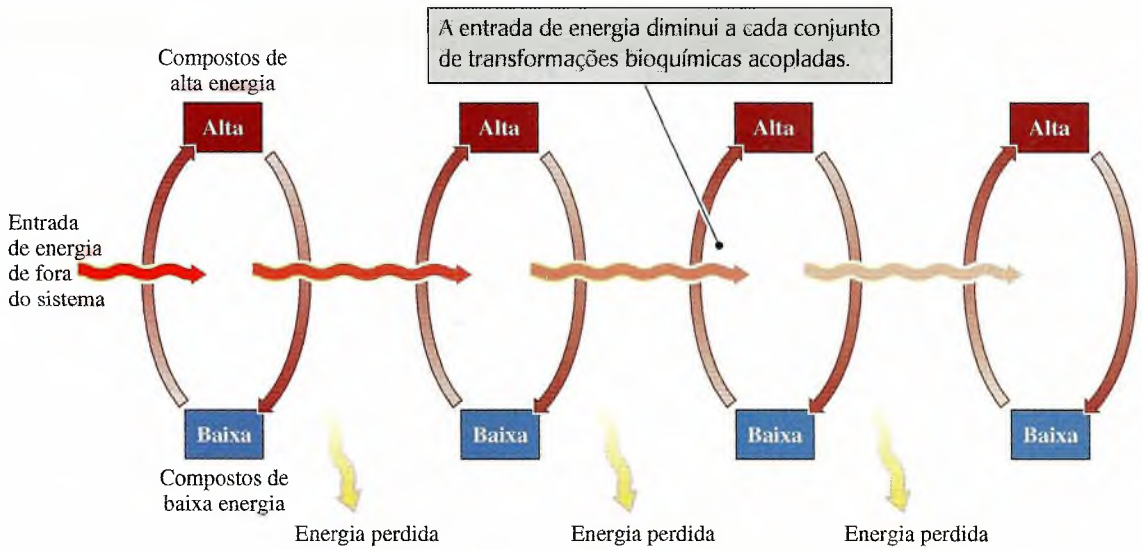


FIG. 23.2 As transformações bioquímicas podem ser encadeadas em vias bioquímicas. À medida que a energia flui através de um ecossistema, os elementos alternam entre transformações assimilativas e desassimilativas.

Um acoplamento típico de transformações é aquele da oxidação do carbono numa molécula de carboidrato (glicose, por exemplo), que libera energia, com a redução do nitrogênio no nitrato para o nitrogênio nos aminoácidos das proteínas, que demandam energia. Como muitas transformações bioquímicas, este acoplamento liga uma reação liberadora de energia com a assimilação de um elemento — nitrogênio, no caso — requerida para o crescimento e a reprodução. Nos animais, as transformações bioquímicas proporcionam as fontes de energia para manutenção do ambiente celular e afetam o movimento. Algumas destas transformações envolvem muitos passos do tipo mostrado na Fig. 23.1, conectados numa via bioquímica (Fig. 23.2).

A fotossíntese executa a entrada inicial de energia no ecossistema pela redução assimilativa do carbono na qual a luz, mais do que o processo desassimilativo acoplado, serve como fonte de energia. Uma porção daquela energia é perdida para o ecossistema a cada transformação subsequente, criando uma pirâmide decrescente de energia com cada elo na cadeia alimentar (veja a Fig. 22.1). O ciclo de elementos entre as partes vivas e não vivas do ecossistema está conectado ao fluxo de energia pelo acoplamento da parte desassimilativa de um conjunto de transformações acopladas com a parte assimilativa do outro.

Os ecossistemas podem ser modelados como uma série de compartimentos conectados

Com cada transformação bioquímica, um ou mais elementos químicos são mudados de uma forma para outra. Cada forma de um elemento num ecossistema pode ser pensada como residente num compartimento separado, como um cômodo de uma casa, para dentro e para fora do qual os átomos se movem à medida que os processos físicos e biológicos os transformam. O ecossistema inteiro pode ser pensado como um conjunto de compartimentos entre os quais os elementos são ciclados (Fig. 23.3). Por exemplo, a fotossíntese move o carbono do compartimento inorgânico para o que contém formas orgânicas; a respiração o leva de volta para o inorgânico.

Tais **modelos de compartimento** dos ecossistemas podem ser organizados hierarquicamente, como subcompartimentos dentro dos compartimentos. O carbono do compartimento inorgânico, por exemplo, inclui o dióxido de carbono na atmosfera e o dissolvido na água, os íons de carbonato e bicarbonato dissolvidos na água, e o carbonato de cálcio, em sua maior parte como precipitado da coluna de água nos sedimentos. O compartimento orgânico também tem seus subcompartimentos: os autótrofos, os animais, os micro-organismos e os detritívoros. À medida que os organismos se alimentam de outros organismos, eles movem o carbono entre esses subcompartimentos.

O movimento de elementos dentro e entre os compartimentos pode consumir ou liberar energia. A fotossíntese (um processo assimilativo) adiciona energia ao carbono, que podemos assumir como levando o elemento para o segundo andar de uma casa. Ao descer a "escada" da respiração, o carbono libera esta energia química armazenada, que o organismo pode então usar para outros propósitos.

Os elementos ciclam rapidamente entre alguns compartimentos do ecossistema e lentamente entre outros. O movimento dos elementos entre organismos vivos e formas inorgânicas ocorre em períodos que variam de uns poucos minutos até toda uma duração de vida dos organismos, ou sua existência subsequente como detrito orgânico. Vimos no Capítulo 22 que parte da matéria orgânica nos ambientes terrestres tem um tempo de residência médio da ordem de séculos. Tanto as formas orgânicas quanto as inorgânicas dos elementos podem escapar dessa circulação rápida em direção aos compartimentos geológicos, os quais não estão acessíveis de imediato aos agentes transformadores. Por exemplo, o carvão, o óleo e a turfa contêm grandes quantidades de carbono orgânico que foi removido de circulação, normalmente por muitos milhões de anos. O carbono inorgânico é removido de circulação nos ambientes marinhos pela transformação de grossas camadas de sedimentos de carbonato de cálcio em calcário. Estas formas de carbono retornam aos compartimentos de ciclagem rápida biológica dos ecossistemas somente através dos lentos processos geológicos do vulcanismo, elevação e erosão.

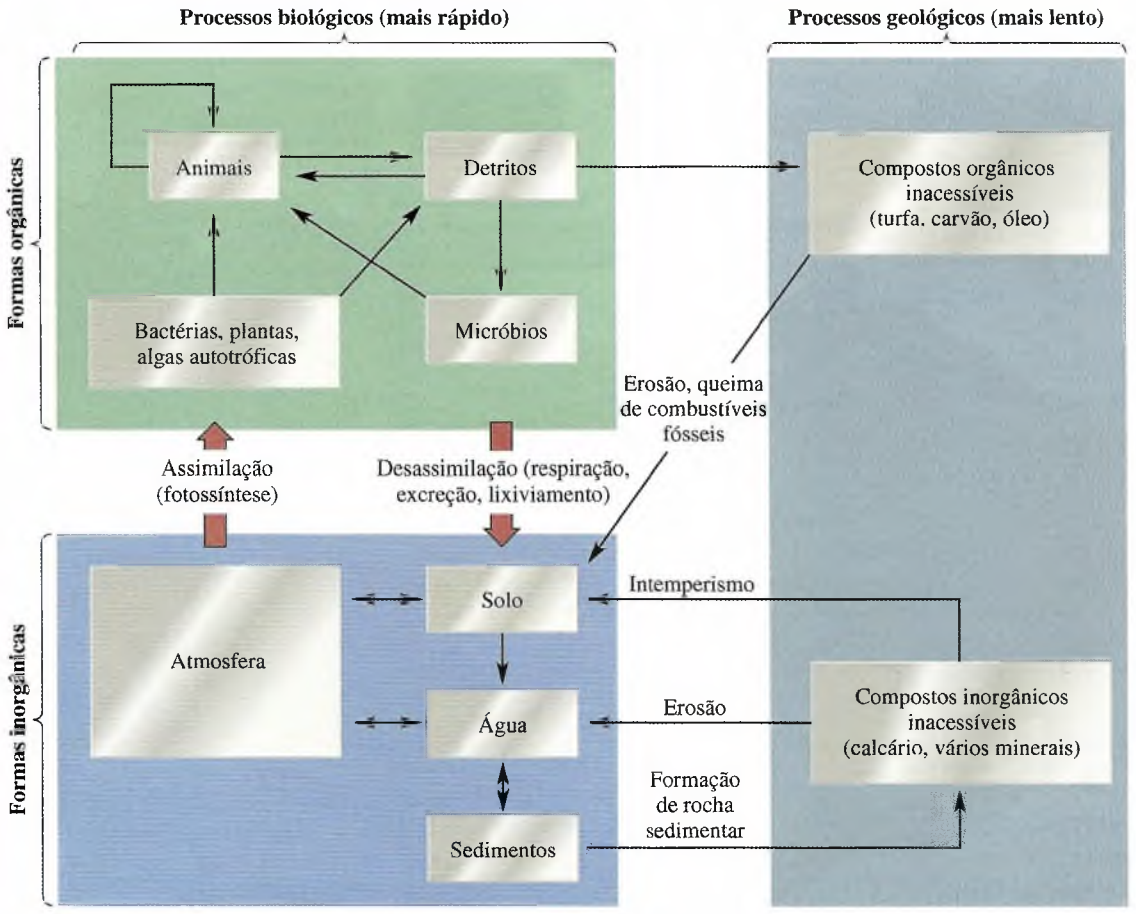


FIG. 23.3 A reciclagem de elementos através dos ecossistemas pode ser modelada como um conjunto de compartimentos. Dentro de cada compartimento deste modelo, podemos reconhecer subcompartimentos; por exemplo, o compartimento que representa as formas orgânicas disponíveis dos elementos é dividido ainda mais em compartimentos representados pelos autótrofos, animais, detritos e micróbios.

A água proporciona um modelo físico de ciclagem de elementos nos ecossistemas

A água está envolvida quimicamente na fotossíntese, mas a evaporação, a transpiração e a precipitação determinam a maior parte de seu movimento através dos ecossistemas terrestres (Fig. 23.4). Estes processos físicos contudo acoplam o movimento das águas às transformações de energia. Assim, o ciclo hidrológico global ilustra muitas das características básicas dos ciclos dos elementos.

A energia solar absorvida pela água executa o trabalho da evaporação. O vapor de água tem energia potencial, que é a energia exigida para manter as moléculas de água separadas. Quando se condensam para formar as nuvens, as moléculas de água se agregam, e a energia potencial no vapor de água é liberada como calor, que por fim escapa da biosfera como radiação infravermelha. Assim, de um ponto de vista termodinâmico, a evaporação e a condensação se assemelham à fotossíntese e à respiração.

A água na biosfera soma um total de cerca de 1,4 bilhão de quilômetros cúbicos, ou $1.400.000 \times 10^{15}$ kg. É difícil ter uma ideia de um número tão grande: 10^{15} kg de água é um bilhão de um milhão, ou um quatrilhão de quilogramas. Cada metro cúbico contém 1.000 kg de água, que é equivalente a uma tonelada métrica (t). Assim, 10^{15} kg é um trilhão (10^{12}) de toneladas métricas, uma quantidade chamada de teratonelada (Tt). Números da ordem de 10^{15} são geralmente reservados para a astronomia e o orçamento federal, mas nós usaremos as teratoneladas aqui como uma unidade de medida para manter o número de zeros num mínimo.

Mais de 97% da água na biosfera reside nos oceanos; outros compartimentos de água incluem as calotas de gelo e as geleiras (29.000 Tt), os aquíferos subterrâneos (8.000 Tt), os lagos e os rios (100 Tt), a umidade do solo (100 Tt), o vapor de água na atmosfera (13 Tt) e toda a água contida nos organismos vivos (1 Tt). Cada um destes compartimentos pode ser encarado como um compartimento separado no modelo de compartimentos.

Sobre as áreas terrestres, a precipitação (111 Tt por ano) excede a evaporação e a transpiração (71 Tt por ano). Sobre os oceanos, a evaporação excede a precipitação por um valor semelhante. Muito da água que evapora da superfície do oceano é transportada pelos ventos sobre as terras, onde é capturada como precipitação. Este fluxo líquido de vapor de água atmosférico dos oceanos para a terra (40 Tt por ano) é equilibrado pelo escoamento superficial da terra por meio dos rios e de volta para as bacias oceânicas.

A evaporação determina quão rápido a água se move através da biosfera. A energia solar absorvida pela água líquida para criar vapor de água é a fonte de energia motora do ciclo hidrológico. Podemos calcular a energia que dirige o ciclo hidrológico global

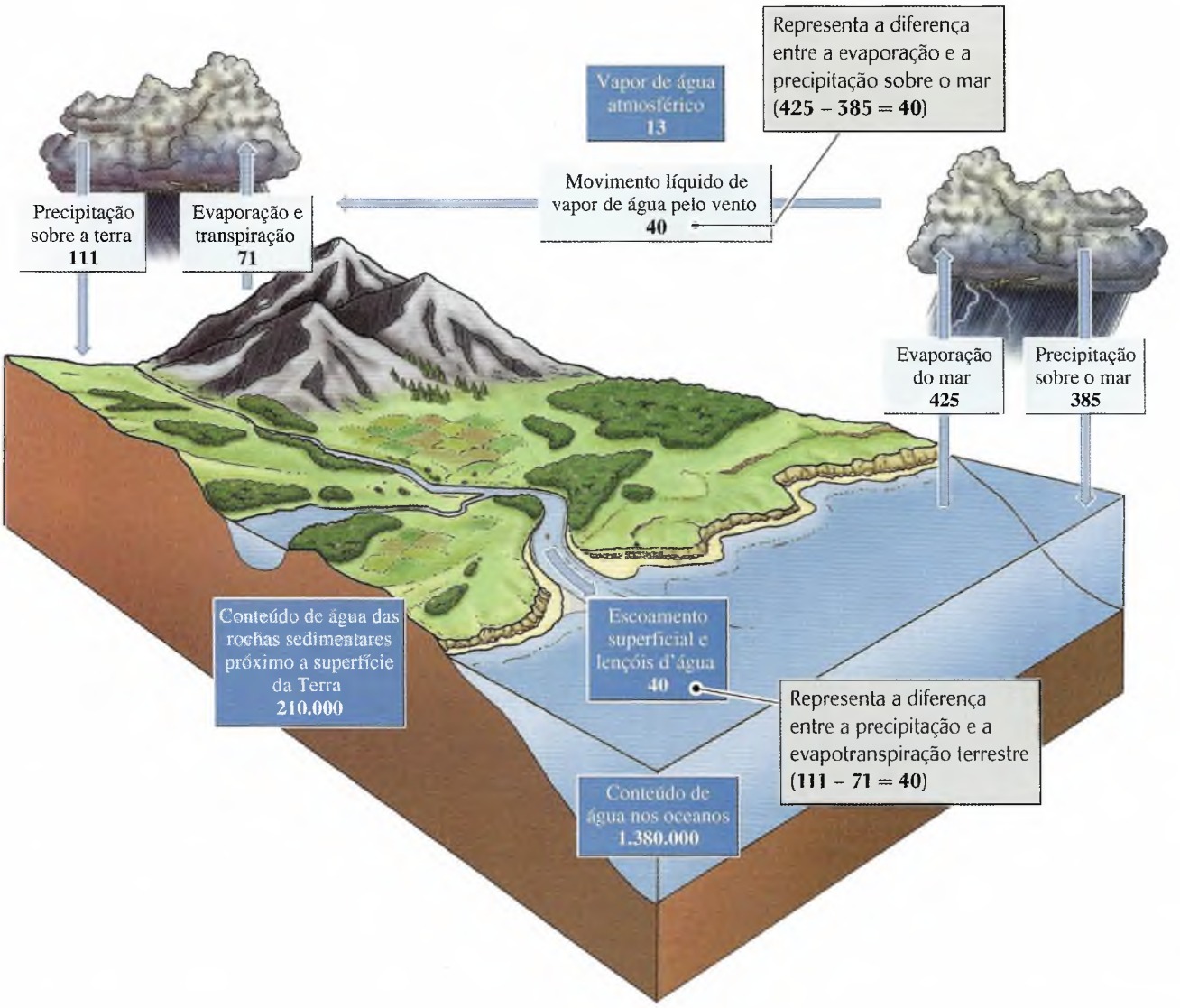


FIG. 23.4 O ciclo hidrológico global é análogo aos ciclos dos elementos químicos. Os tamanhos estimados dos compartimentos (caixas escuras) e as transferências entre os compartimentos (caixas claras) são expressados em teratoneladas (Tt) e Tt/ano, respectivamente. Tamanhos de compartimentos, de R. G. Barry e R. J. Chorley, *Atmosphere, Weather and Climate*, Holt, New York (1970); fluxos, de T. E. Gradeal e P. J. Crutzen, *Atmosphere, Climate and Change*, Scientific Library, New York (1995).

multiplicando a massa de água evaporada (cerca de 500 Tt por ano) pela energia exigida para evaporar um grama de água (2,24 kJ). O produto, exatamente um pouco mais de 10^{21} kJ por ano (cerca de 32 bilhões de megawatts) representa cerca de 1/4 da energia solar total que atinge a Terra. A condensação de vapor de água para formar a precipitação libera a mesma quantidade de energia como calor. A evaporação e a precipitação estão conectadas intimamente, porque a atmosfera tem uma capacidade limitada de reter o vapor de água; qualquer aumento na evaporação cria um excesso de vapor na atmosfera e causa um equivalente aumento na precipitação. A evaporação dirige o movimento da água através do compartimento da atmosfera do ciclo hidrológico. À medida que o clima global se aquece, a evaporação aumentará, e a precipitação total sobre a superfície da Terra aumentará.

A quantidade média de vapor de água na atmosfera corresponde a cerca de 25 mm de água espalhada uniformemente sobre a superfície da Terra. Uma média de 650 mm de chuva ou neve cai a cada ano, o que é 26 vezes a quantidade média de vapor de água na atmosfera. Assim, a água no compartimento atmosférico é trocada 26 vezes por ano em média (inversamente, a água tem um tempo de residência médio como vapor na atmosfera de 1/26 de um ano, ou 2 semanas). Juntos, os solos, os rios, os lagos e os oceanos contêm mais de 100.000 vezes a água que existe na atmosfera. Os fluxos através de ambos os compartimentos são os mesmos, contudo, porque a evaporação equilibra a precipitação. Assim, o tempo de residência médio da água na sua forma líquida na superfície da Terra (cerca de 2.800 anos) é 100.000 vezes maior do que o seu tempo de residência na atmosfera.

O ciclo do carbono está intimamente ligado ao fluxo de energia através da biosfera

O ciclo do carbono se assemelha ao ciclo hidrológico no sentido de que a energia que vem do Sol é a sua força motriz. O ciclo do carbono é, no entanto, muito mais complexo, devido às várias

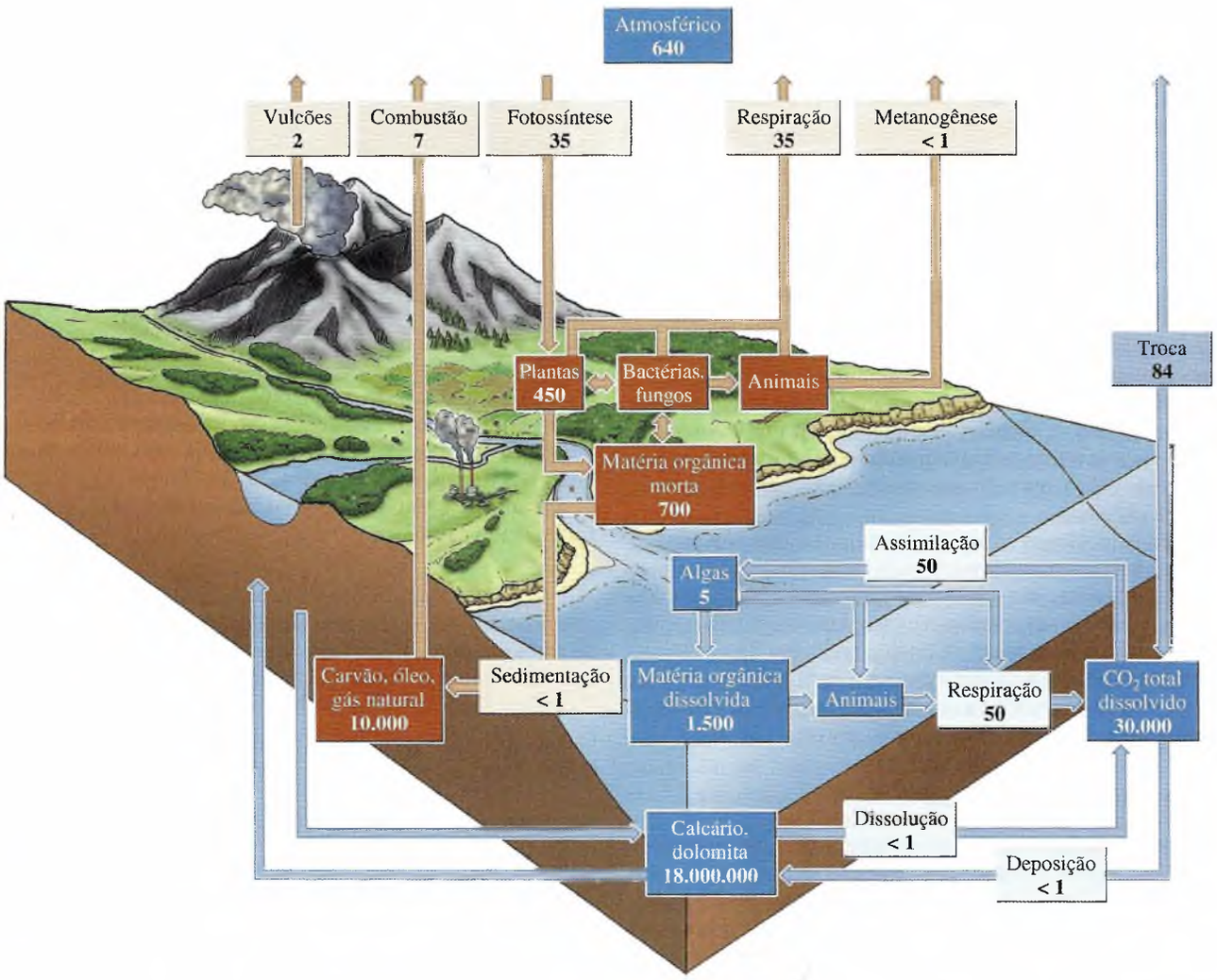


FIG. 23.5 O ciclo global do carbono envolve diversas transformações químicas e bioquímicas. Os tamanhos estimados dos compartimentos (caixas escuras) e as transferências entre os comprimentos (caixas claras) são expressos em gigatoneladas (Gt) e Gt/ano, respectivamente. Segundo T. Fenchel e T. H. Blackburn, *Bacteria and Mineral Cycling*, Academic Press, New York (1979); W. D. Grant e P. E. Long. *Environmental Microbiology*, Wiley, New York (1981).

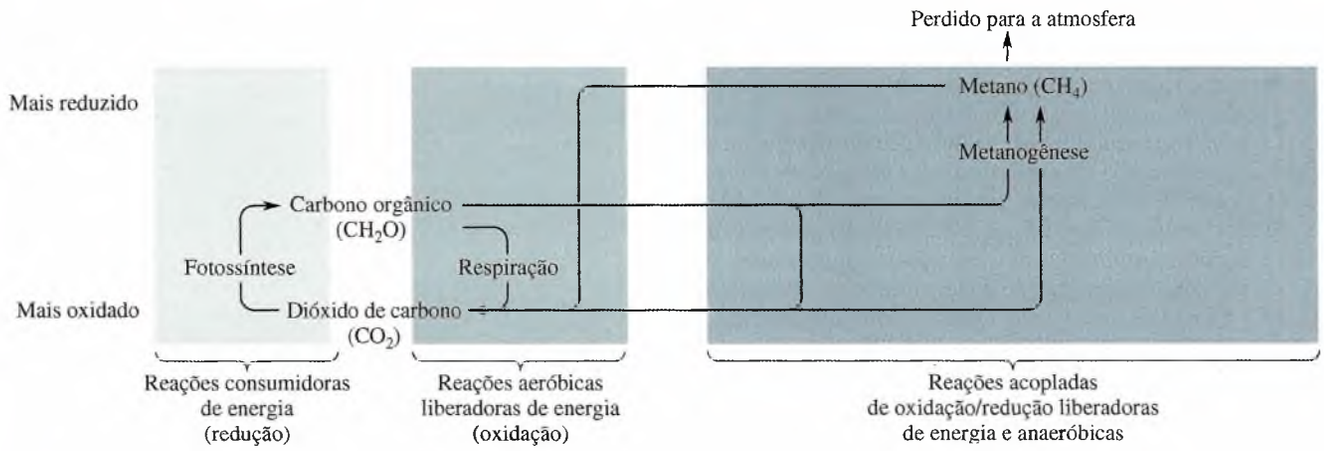


FIG. 23.6 Os ciclos do carbono entre as formas orgânicas e inorgânicas. O metano é produzido somente por certas arqueobactérias sob condições anaeróbicas.

reações químicas pelas quais o carbono passa. Três classes de processos fazem o carbono ciclar através dos ecossistemas (Fig. 23.5): (1) as reações assimilativas e desassimilativas, principalmente na fotossíntese e na respiração, (2) as trocas de dióxido de carbono entre a atmosfera e os oceanos, e (3) a precipitação de sedimentos de carbonato nos oceanos.

A fotossíntese e a respiração

A fotossíntese e a respiração são as grandes reações de transformação de energia da vida. Cerca de 85 bilhões de toneladas métricas (85×10^{12} kg) de carbono entram nessas reações em todo o mundo a cada ano (nos referiremos a um bilhão de toneladas métricas como uma gigatonelada, usando a abreviação Gt). Durante a fotossíntese, o carbono ganha elétrons e é reduzido (Fig. 23.6). Este ganho de elétrons é acompanhado por um análogo ganho de energia química. Uma quantidade equivalente de energia é liberada pela respiração, que resulta numa perda de elétrons de energia química.

Embora os ecólogos não possam estimar o carbono total na matéria orgânica dentro da biosfera de forma precisa, ele provavelmente soma uma quantidade parecida com 2.650 Gt, incluindo tanto aquela dos organismos vivos quanto a contida nos detritos orgânicos e sedimentos. Considerando que 85 Gt de carbono são assimiladas pela fotossíntese a cada ano, o tempo de residência média do carbono na matéria orgânica é cerca de 2.650 Gt dividido por 85 Gt por ano, que é 31 anos.

A troca oceano–atmosfera

A segunda classe de processos de ciclagem do carbono envolve as trocas físicas de CO_2 entre a atmosfera e os oceanos, lagos e águas correntes. O dióxido de carbono se dissolve imediatamente na água; de fato, os oceanos contêm cerca de 50 vezes mais CO_2 do que a atmosfera. O CO_2 é continuamente trocado na fronteira entre os oceanos e a atmosfera; à medida que algumas moléculas se dissolvem nos oceanos, outras escapam para a atmosfera. A quantidade total de CO_2 nos oceanos permanece constante, contudo, até que um novo dióxido de carbono entre de uma fonte externa ao sistema oceano–atmosfera — a partir da queima de combustíveis fósseis, por exemplo.

A troca na fronteira ar–água conecta os ciclos de carbono dos ecossistemas terrestres e aquáticos. De fato, o oceano é um importante sumidouro para o dióxido de carbono produzido pela queima de combustíveis fósseis. À medida que as concentrações de CO_2 na atmosfera aumentam, a sua taxa de dissolução nos oceanos também aumenta, dessa forma reduzindo o aumento do CO_2 atmosférico abaixo daquele que ocorreria na ausência dessa troca ar–água.

Do carbono total na atmosfera na forma de dióxido de carbono (640 Gt), cerca de 35 Gt são assimiladas pelas plantas terrestres e 84 Gt são dissolvidas nos oceanos e outras águas superficiais por ano. A respiração e a fuga de CO_2 dissolvido das águas superficiais para a atmosfera substitui aquelas quantidades. No todo, o tempo de residência médio do carbono na atmosfera é cerca de 5 anos. Por causa deste curto tempo de residência, a quantidade de CO_2 na atmosfera é sensível à sua taxa de produção, e tem aumentado quase em paralelo com a queima de combustíveis fósseis. Por volta de 2000, a queima de combustíveis fósseis acrescentou quase 7 Gt de carbono à atmosfera anualmente, uma quantidade equivalente a quase 1% do CO_2 atmosférico total, e um quinto da quantidade assimilada pelas plantas terrestres.

A precipitação dos carbonatos

A terceira classe de processos de ciclagem de carbono ocorre somente nos sistemas aquáticos. Ela envolve a dissolução do carbono na água e o processo reverso, a precipitação (deposição) de sedimentos de carbonato, particularmente calcário e dolomita. Numa escala global, a dissolução e precipitação aproximadamente se equilibram uma à outra, embora certas condições que favorecem a precipitação tenham levado à deposição de extensas camadas de sedimentos de carbonato de cálcio no passado. A dissolução e a deposição de carbono nas águas oceânicas ocorre cerca de 100 vezes mais lentamente do que a desassimilação do carbono nos sistemas biológicos. Assim, a troca entre os sedimentos e a coluna de água é relativamente desimportante para o ciclo de curto prazo do carbono nos ecossistemas. Localmente, e sob períodos longos, contudo, ela pode assumir uma importância muito maior; de fato, a maior parte do carbono da Terra está presa nas rochas sedimentares (Fig. 23.7).

Como vimos no Capítulo 3, quando o CO_2 se dissolve na água forma ácido carbônico:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3,$$

que prontamente se dissocia em hidrogênio, bicarbonato e íons de carbonato:

$$H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^- \rightarrow 2H^+ + CO_3^{2-}.$$

O cálcio, quando presente, se equilibra com os íons de carbonato para formar o carbonato de cálcio:

$$Ca^{2+} + CO_3^{2-} \rightleftharpoons CaCO_3.$$

O carbonato de cálcio tem baixa solubilidade sob a maioria das condições, tal que imediatamente se precipita para fora da coluna de água formando sedimentos. Este processo efetivamente remove carbono dos ecossistemas aquáticos, mas a taxa de remoção é menor do que 1% do ciclo anual do carbono, e uma quantidade semelhante é adicionada de volta pela alimentação

FIG. 23.7 A maioria do carbono da Terra está preso nas rochas sedimentares. Estes depósitos sedimentares de calcário nas montanhas do sul do Texas representam o carbonato de cálcio precipitado da solução de mares rasos que uma vez cobriam a área. Fotografia de Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited.

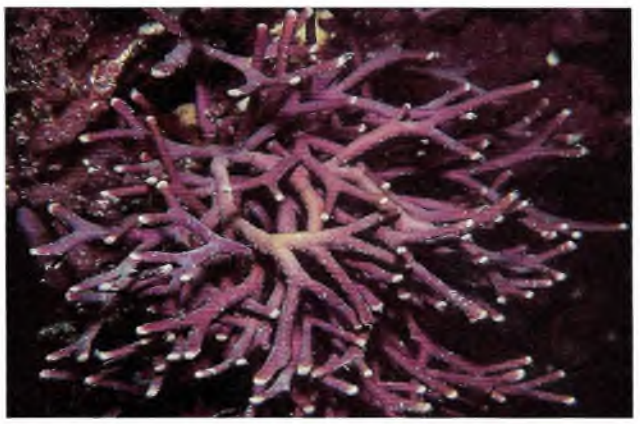


FIG. 23.8 Os "esqueletos" de algas coralinas são feitos de carbonato de cálcio. Estas algas precipitam o carbonato de cálcio em conjunto com sua assimilação de CO_2 dissolvido durante a fotossíntese. Fotografia de I. Newman & A. Flowers/ Photo Researchers.

dos rios, que são naturalmente um tanto ácidos e tendem a dissolver os sedimentos de carbonato.

A dissolução e a deposição podem ser afetadas localmente pelas atividades dos organismos. No sistema marinho, sob condições de pH aproximadamente neutro, o carbonato e o bicarbonato estão em equilíbrio químico:

$$CaCO_3 \text{ (insolúvel)} + H_2O + CO_2 \rightleftharpoons Ca^{2+} + 2\,HCO_3^- \text{ (solúvel)}.$$

A assimilação de CO_2 via fotossíntese pelas algas e plantas aquáticas desloca o equilíbrio para a esquerda, resultando na formação e precipitação do carbonato de cálcio. Muitas algas excretam este último para a água circundante, mas as algas construtoras de recife e as coralinas o incorporam nas estruturas duras de seus corpos (Fig. 23.8). Quando a fotossíntese excede a respiração no sistema como um todo (como o faz durante os *blooms* de algas), o carbonato de cálcio tende a se precipitar para fora do sistema.

Metanogênese

Em alguns tipos de *habitat*, como nos sedimentos alagados de pântanos ou brejos, o oxigênio não está disponível para servir como um receptor terminal de elétrons para a respiração. Certas arqueobactérias que vivem nestes sedimentos anaeróbicos desenvolveram a capacidade de auto-oxidar o carbono orgânico quando o oxigênio não está disponível. Por exemplo, elas podem usar o carbono no metanol como um receptor de elétrons para uma reação que produz metano (CH_4) *e* como um doador de elétrons, numa reação que produz CO_2 (veja a Fig. 23.6). A reação global, que torna alguma energia disponível para outros trabalhos bioquímicos, é:

$$4\,CH_3OH \text{ (metanol)} \rightarrow 3\,CH_4 + CO_2 + 2H_2O.$$

O metano resultante é liberado da superfície da água e resulta no fenômeno conhecido como "gás de pântano".

Os fatores que controlam a produção de metano têm recebido uma considerável atenção recentemente, porque o metano é um importante gás de estufa. De fato, uma molécula de metano pode absorver cerca de 25 vezes a radiação infravermelha absorvida por uma molécula de CO_2. Mais ainda, a produção de metano está aumentando devido ao crescimento do número de reses, e ainda mais terra é coberta com culturas de arroz (o rúmen do gado e os sedimentos da plantação de arroz contêm arqueobactérias metanogênicas).

As mudanças nas concentrações do CO_2 atmosférico

O ambiente físico da Terra tem mudado dramaticamente ao longo do tempo, em grande parte devido às atividades dos organismos. Os geólogos podem estimar as quantidades de carbono removidas da atmosfera pela matéria orgânica desenterrada e pela precipitação de carbonatos nos sedimentos marinhos, bem como quando aqueles sedimentos são formados. A partir desta informação, podem estimar as concentrações ancestrais de CO_2 na atmosfera e suas mudanças através do tempo (Fig. 23.9).

Estas estimativas indicam que durante parte da era Paleozoica, aproximadamente 550–400 Maa (**mi**lhões de **a**nos **a**trás), a atmosfera tinha de 15 a 20 vezes mais CO_2 do que no presente. Esta quantidade declinou abruptamente entre 400 e 300 Maa para praticamente os seus níveis atuais. Este declínio foi iniciado por um forte aumento na taxa de intemperização dos ambientes terrestres, seguido do desenvolvimento de vegetação de floresta sobre a Terra e pela deposição de acumulações gigantescas dos sedimentos orgânicos que constituem a maior parte dos leitos de carvão da Terra. Em direção ao fim da era Paleozoica, cerca de 250 Maa, a concentração de CO_2 na atmosfera aumentou novamente para quase 5 vezes o seu nível atual, permanecendo alta por cerca de 100 milhões de anos por todo o início da era Mesozoica, e vinha declinando continuamente desde então.

O início da era Paleozoica e o da Mesozoica foram verdadeiramente tempos de estufa. Talvez "casa quente" fosse o termo mais apropriado. As temperaturas médias ao longo do globo eram altas, e a vida tropical florescia mesmo em altas latitudes. O aumento atual do CO_2 atmosférico, por mais problemático que seja, não retornará a Terra às condições de calor dos tempos ancestrais, pelo menos não num futuro próximo.

Onde todo aquele CO_2 da atmosfera paleozoica foi parar? A maior parte do carbono "geológico" retirada da atmosfera primitiva da Terra está ligada aos sedimentos de calcário. Este car-

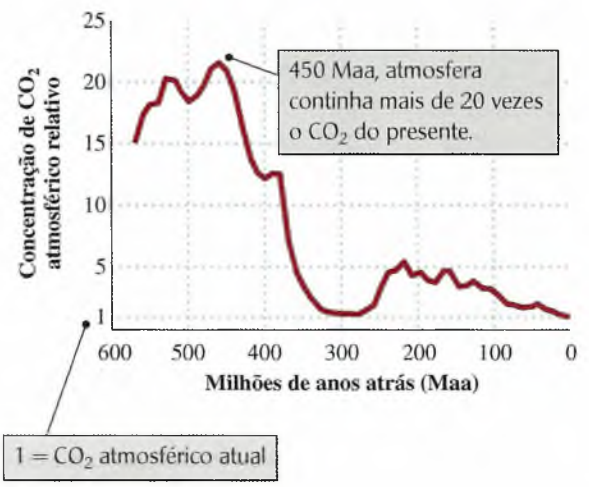


FIG. 23.9 As concentrações do CO_2 na atmosfera têm diminuído desde o início da era Paleozoica. Os valores são expressos em múltiplos da concentração (cerca de 300 ppm) no início da Revolução Industrial. Segundo R. A. Berner, *Science* 276:544–546 (1997).

bono é retornado à atmosfera muito lentamente, à medida que o calcário é subduzido abaixo das bordas das plataformas continentais, os carbonatos são transformados em CO_2 sob o intenso calor e a pressão do fundo da Terra, e o CO_2 finalmente é expelido junto com as erupções vulcânicas em taxas relativamente baixas de 0,13–0,23 Gt por ano.

ECÓLOGOS EM CAMPO

O que causou o rápido declínio no CO_2 atmosférico durante o Devoniano? Por que as concentrações de CO_2 na atmosfera caíram tão rapidamente num período de 50 milhões de anos começando há cerca de 400 Maa? Como podemos inferir eventos na biosfera que ocorreram há tanto tempo? Estavam as mudanças ecológicas nos ecossistemas ancestrais envolvidas? O geólogo Gregory Retallack, da Universidade do Oregon, usou diversas linhas de evidências para proporcionar uma explicação plausível para esta mudança. Retallack estudou solos fossilizados (paleossolos) formados durante o período Devoniano (417–354 Maa) onde é hoje a Antártida (àquela época, o clima era quente, e a vegetação florescia). Comparando os paleossolos com os solos modernos, é possível interpretar muitos processos que ocorriam nos solos no passado e suas consequências para a biosfera.

O início do Devoniano foi marcado por duas mudanças notáveis (Fig. 23.10). Uma foi a mudança na química do solo, indicada por uma marca crescente no conteúdo de argila. A outra foi um dramático aumento na densidade de profundidade das raízes das plantas. A metade do Devoniano testemunhou um aumento notável no diâmetro dos troncos, estemas, raízes e rizomas das plantas, indicando o desenvolvimento das primeiras florestas. Estas mudanças foram seguidas no fim daquele período e no início do Carbonífero pelo aparecimento de espessos depósitos de turfa, que mais tarde se transformaram em carvão.

A concentração atmosférica de CO_2, ela própria, pode ser estimada pela razão entre os isótopos 13 e 12 do carbono no solo. Como o carbono-13 é 8% mais pesado do que o carbono-12 comum, ele entra nas reações bioquímicas menos rapidamente, e assim tem uma concentração mais baixa na matéria orgânica e no CO_2 respirado do que na atmosfera (onde o ^{13}C constitui até cerca de 1,1% de todo o carbono). O CO_2 no solo vem tanto das fontes atmosféricas, diretamente, quanto da respiração dos organismos do solo. A razão $^{13}C/^{12}C$ indica as quantidades relativas do CO_2 atmosférico e respirado. Com algumas premissas assumidas sobre a produção de CO_2 no solo, pode-se estimar a concentração de CO_2 na atmosfera.

Retallack concluiu que o aumento na vegetação terrestre — particularmente a penetração do solo por raízes finas — teria aumentado dramaticamente a taxa de intemperização do solo e, assim, aumentado seu conteúdo de argila. As raízes e seus micro-organismos associados secretam ácidos orgânicos para decompor minerais do solo em formas solúveis; a decomposição de detritos orgânicos também forma ácidos orgânicos. As raízes retêm partículas de argila no solo e, portanto, aumentam a capacidade de retenção de água no solo, que intensifica ainda mais a intemperização química. O aumento resultante na intemperização teria causado a lixiviação do solo de tremendas quantidades de cálcio e magnésio, onde quer que a vegetação terrestre tenha se desenvolvido. À medida que os íons de cálcio e magnésio dissolvidos entravam nos oceanos, eles teriam formado compostos insolúveis com os abundantes íons de carbonato existentes lá, e precipitado da água como sedimentos. À medida que o bicarbonato era retirado dos oceanos, ele teria sido substituído pelo CO_2 difundindo-se a partir da atmosfera. Assim, à medida que a vegetação promovia a intemperização, novas rochas sedimentares eram formadas, parcialmente dos constituintes minerais da crosta continental antiga, e parcialmente do CO_2 atmosférico ausente.

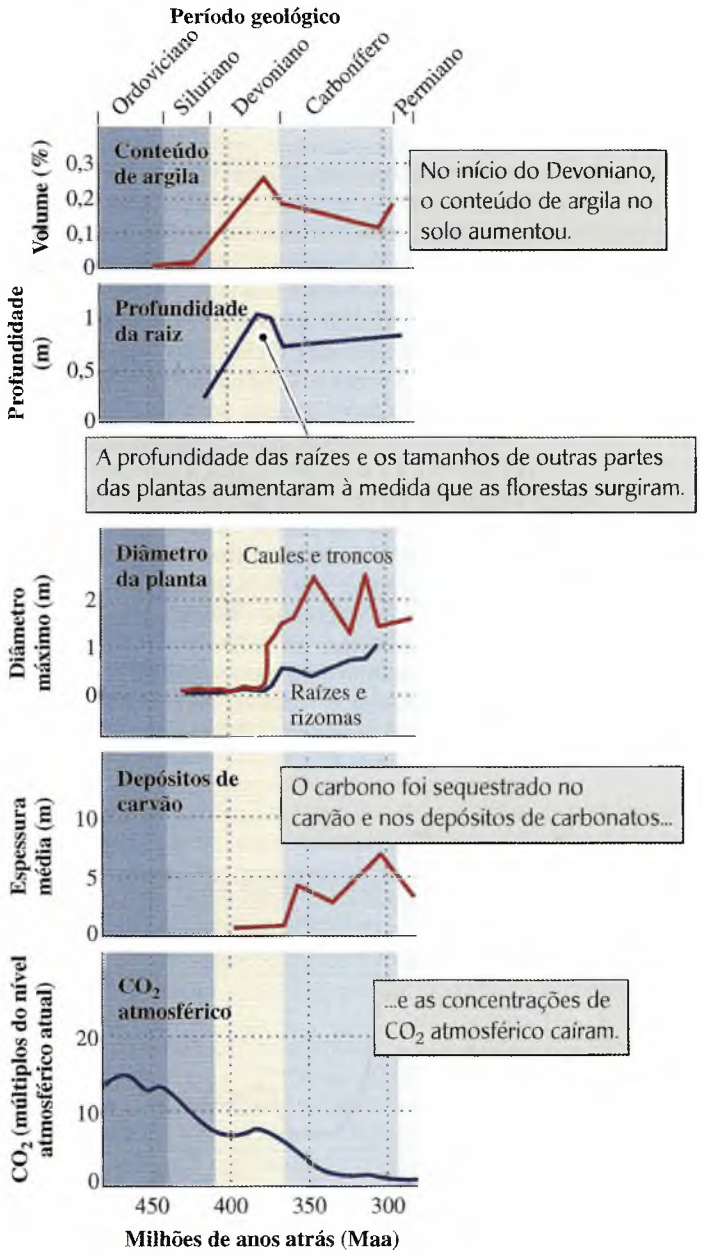


FIG. 23.10 Os solos fósseis revelam mudanças na biosfera. As mudanças nas características dos paleossolos durante o meio da Era Paleozoica revelam os aumentos na vegetação terrestre e uma progressiva intemperização dos solos. Estas mudanças teriam levado ao sequestro do CO_2 atmosférico no carvão e nos sedimentos carbonáticos. Segundo G. J. Retallack, *Science* 276:583–585 (1997).

O nitrogênio assume muitos estados de oxidação em seu ciclo através dos ecossistemas

A fonte em última instância do nitrogênio para a vida é o nitrogênio molecular (N_2) na atmosfera, que constitui o maior repositório de nitrogênio da Terra. Esta forma de nitrogênio se dissolve até certo ponto na água, mas está ausente da rocha. Descargas elétricas convertem algum nitrogênio molecular em

formas que as plantas podem assimilar, mas a maior parte entra nas vias biológicas do ciclo do nitrogênio (Fig. 23.11) através de sua assimilação por certos micro-organismos num processo denominado de **fixação de nitrogênio**. Embora a fixação do nitrogênio e a desnitrificação constituam somente uma pequena fração do fluxo de nitrogênio anual da Terra, a maior parte do nitrogênio biologicamente ciclado pode em última instância ser rastreada de volta até seu processo de fixação. Uma vez no reino biológico, o nitrogênio segue vias mais complicadas do que as do carbono, porque os átomos do nitrogênio podem assumir uma variedade maior de formas oxidadas e reduzidas.

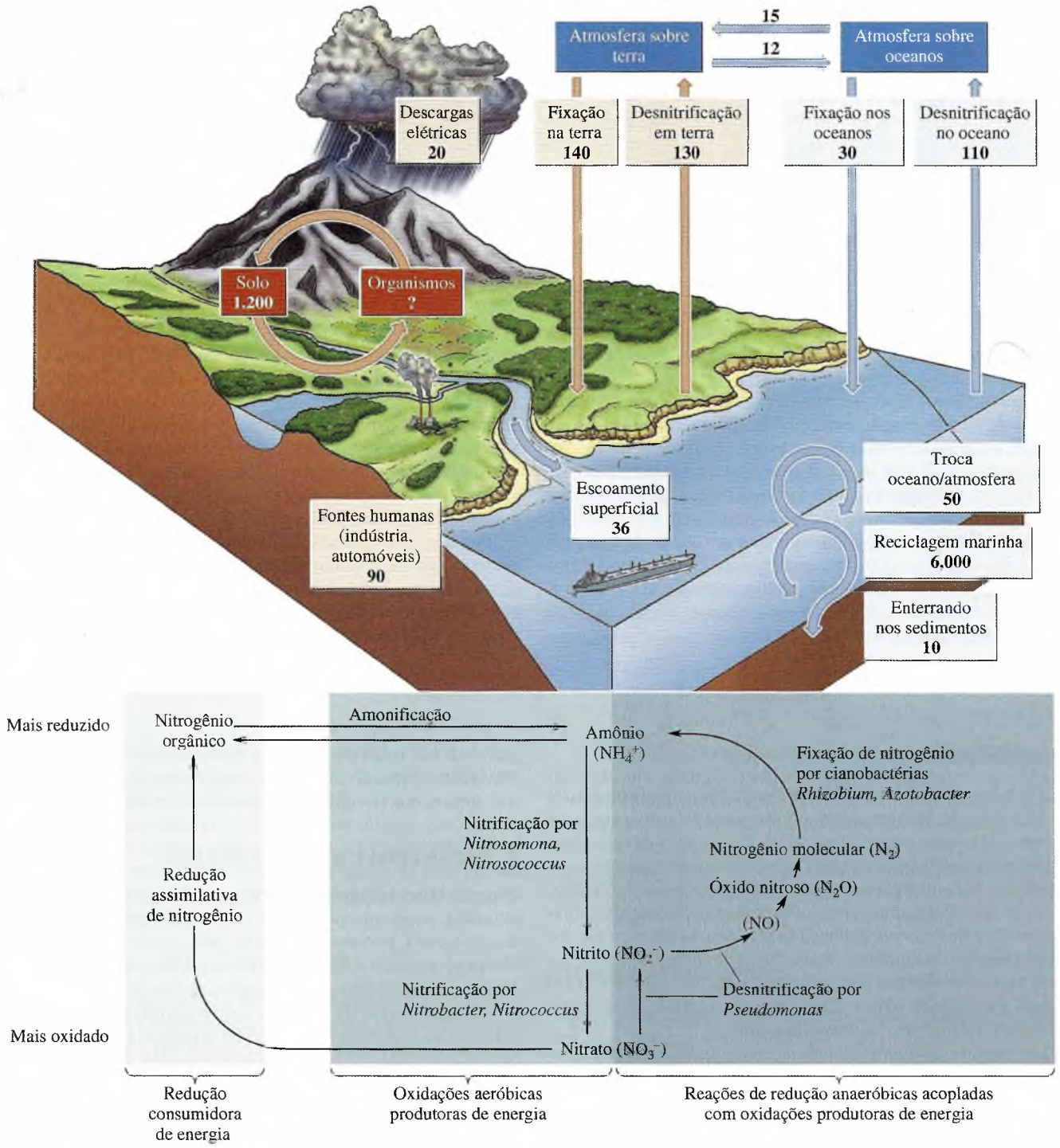


FIG. 23.11 O nitrogênio assume diversos estados de oxidação diferentes à medida que recicla através dos ecossistemas. Os tamanhos estimados dos compartimentos (caixas escuras) e das transferências entre os compartimentos (caixas claras) são expressos em gigatoneladas (Gt) e Gt/ano, respectivamente.

MUDANÇA GLOBAL

As concentrações crescentes de dióxido de carbono e a produtividade nos campos

Como vimos, o CO_2 é um componente importante do ciclo global do carbono: ele é removido da atmosfera pela fotossíntese e devolvido pela respiração. À medida que a concentração atmosférica de CO_2 continuar a crescer ao longo do tempo, o que acontecerá com a produção de plantas? Se as plantas são atualmente limitadas pela disponibilidade de CO_2, as taxas de fotossíntese deveriam aumentar. Contudo, se elas já têm bastante CO_2, então nenhuma mudança deveria ocorrer.

Jack Morgan e seus colegas do Ministério da Agricultura dos Estados Unidos e da Universidade do Estado do Colorado estavam curiosos sobre quão elevadas as concentrações de CO_2 deveriam ser para afetar a vegetação do oeste dos Great Plains do Colorado. Estes campos semiáridos são usados como fazendas para pasto de gado (Fig. 1). Por causa do clima seco, os pesquisadores suspeitaram que seria mais provável que eles estivessem mais limitados pela disponibilidade de água do que de CO_2. Contudo, eles também sabiam que altas concentrações de CO_2 facilitariam a assimilação do gás, o que por sua vez aumentaria a eficiência de uso da água e levaria a uma produtividade maior num dado nível de disponibilidade de água.

Para testar sua hipótese, eles demarcaram diversas áreas de 16 m^2 de campo e aplicaram um de três tratamentos: (1) nenhuma manipulação (área de controle), (2) aumentando a concentração de CO_2 com uma cobertura colocada sobre a área até um nível de 720 μmol de CO_2 por mol de gás atmosférico, ou (3) usando uma cobertura contendo ar ambiente normal (360 μmol de CO_2 por mol) para controlar em razão de qualquer efeito que a própria cobertura pudesse ter sobre o crescimento das plantas. Os pesquisadores monitoraram o crescimento de toda a comunidade de plantas e mediram a disponibilidade de água no solo no qual as plantas cresciam.

FIG. 1 Os campos do semiárido do Colorado. Fotografia de Jim Steinberg/Animals Animals — Earth Scenes.

Eles descobriram que a comunidade de plantas acumulava de 35% a 41% mais biomassa sobre concentrações altas de CO_2 do que sob as concentrações ambientes (Fig. 2). Também examinaram o crescimento de três espécies de gramíneas dominantes que constituíam 88% da comunidade: grama-agulha (*Stipa comata*), grama-azul (*Bouteloua gracilis*) e grama-do-oeste (*Pascopyrum smithii*). O aumento na comunidade total de biomassa foi principalmente devido ao aumento de 84% da biomassa de grama-agulha (Fig. 3).

Por que as concentrações elevadas de CO_2 aumentaram o crescimento da grama-agulha? Quando os pesquisadores mediram a disponibilidade de água no solo, notaram que as áreas com alto CO_2 continham mais água. Como concentrações elevadas de CO_2 aceleram sua própria assimilação, as plantas fe-

Amonificação

Vamos começar com o nitrogênio reduzido (orgânico) encontrado nas proteínas. As plantas obtêm o nitrogênio do solo, seja como amônio (NH_4^+) ou como nitrato (NO_3^-), que elas devem então reduzir para uma forma orgânica como o amônio, com um gasto de energia. Este nitrogênio orgânico é a forma mais reduzida do átomo de nitrogênio, com o mais alto potencial de energia química. É usado para construir proteínas, tanto para as próprias plantas quanto para os consumidores mais altos na cadeia alimentar.

As proteínas são por fim metabolizadas, e o nitrogênio em excesso é excretado para o ambiente como rejeito. Esse passo no ciclo do nitrogênio é a **amonificação**.

A amonificação ocorre através da decomposição de proteínas em seus componentes aminoácidos pela hidrólise e oxidação do carbono naqueles aminoácidos. Este processo resulta na produção de amônia (NH_3), que é normalmente transformada em amônio[1] (NH_4^+). A amonificação é executada por todos os organismos, incluindo nós mesmos. Embora o carbono seja oxidado e a energia liberada, o átomo de nitrogênio, ele próprio, não é oxidado, e assim sua energia potencial não muda durante a amonificação.

A nitrificação e a desnitrificação

A amônia secretada como rejeito sofre uma metabolização adicional pelos micro-organismos. A **nitrificação** é a oxidação do nitrogênio, primeiro de amônia para nitrito (NO_2^-), então de nitrito para nitrato (NO_3^-). Durante estas reações de oxidação, os átomos de nitrogênio são destituídos de seis, e então mais dois, de seus elétrons. Esses passos de oxidação liberam muito da energia química potencial do nitrogênio orgânico. Cada passo é executado somente com bactérias especializadas: $NH_3 \rightarrow NO_2^-$ por *Nitrosomonas* no solo e por *Nitrosococcus* nos sistemas marinhos; $NO_2^- \rightarrow NO_3^-$ por *Nitrobacter* no solo e *Nitrococcus* nos oceanos. A via global para nitrificação é assim:

$$NH_3 \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO_3^-.$$

Como ambos os passos da nitrificação são reações de oxidação, eles podem ocorrer somente na presença de um poderoso

[1]N.R.T.: Atenção para não confundir amônia com amônio.

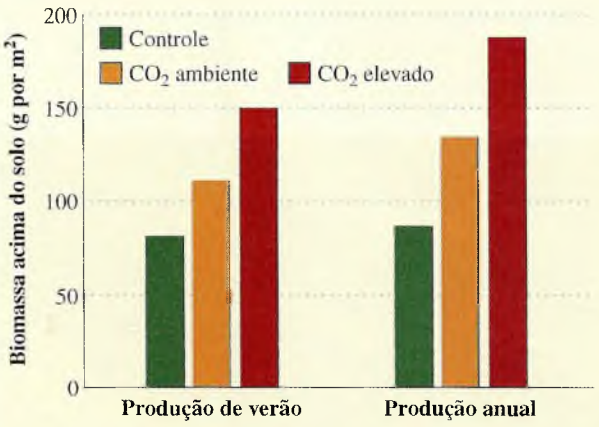


FIG. 2 A produção da comunidade nas áreas de campo sem cobertura (controle), com cobertura contendo concentrações ambientes de CO_2 atmosférico e com cobertura contendo concentrações aumentadas de CO_2 atmosférico. A produção foi medida no fim do verão. A produção aumentou dentro das coberturas com CO_2 ambiente, mas aumentou ainda mais quando a cobertura continha concentrações aumentadas de CO_2 atmosférico. Segundo J. A. Morgan et al., *Ecol. Applic.* 14:208–219 (2004).

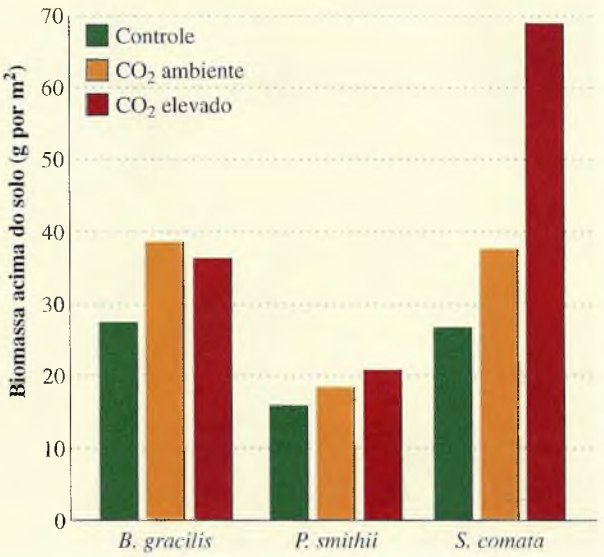


FIG. 3 Produção de três espécies de gramíneas dominantes em áreas de campo. Estes dados representam a produção do verão. Somente a grama-agulha (*S. comata*) de fato respondeu às concentrações elevadas de CO_2 com um aumento na produção. Segundo J. A. Morgan et al., *Ecol. Applic.* 14:208–219 (2004).

chavam seus estômatos em potenciais mais altos de água foliar, dessa forma reduzindo a transpiração e a retirada de água do solo. Assim, a produção de plantas pareceu estar limitada parcialmente pela disponibilidade de água, que foi aumentada pelas concentrações elevadas de CO_2.

Inesperadamente, as concentrações elevadas de CO_2 também reduziram a qualidade da grama-agulha como forragem para o gado. Usando pastas bacterianas dos rumens do gado para digerir as gramíneas, os pesquisadores descobriram que a grama-agulha cultivada sob concentrações altas de CO_2 era 16% menos digestível do que a cultivada sob concentrações ambientais. Assim, se a Terra algum dia experimentar uma duplicação das concentrações ambientes de CO_2, o aumento potencial na produção de plantas nas gramíneas do semiárido não necessariamente aumentará a disponibilidade de folhagem para o gado e outros pastadores. Esta descoberta ilustra os amplos efeitos potenciais de concentrações elevadas de CO_2 nos ecossistemas naturais.

agente oxidante, como o oxigênio molecular (O_2), que pode agir como um receptor de elétrons. Contudo, em solos e sedimentos alagados e anaeróbicos, e em águas de fundo pouco oxigenadas, o nitrato e o nitrito estão mais oxidados do que o ambiente circundante, e eles próprios podem agir como receptores de elétrons (oxidantes). Sob estas circunstâncias, as reações de redução são termodinamicamente favorecidas, e o nitrogênio pode ser reduzido para óxido nítrico (NO):

$$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO.$$

Esta reação, chamada de **desnitrificação**, é executada por bactérias como a *Pseudomonas denitrificans*. A desnitrificação é importante para a decomposição da matéria orgânica em solos e sedimentos carentes de oxigênio, mas também resulta na perda de nitrogênio dos solos como gás. Reações químicas adicionais sob condições anaeróbicas redutoras nos solos e na água podem produzir nitrogênio molecular:

$$NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2,$$

que também é perdido.

A desnitrificação pode explicar a baixa disponibilidade de nitrogênio nos sistemas marinhos e em muitos *habitats* de água doce, incluindo alagados e arrozais. Quando restos orgânicos de plantas e animais afundam nas profundezas dos oceanos, sua oxidação nas águas e nos sedimentos do fundo é normalmente feita pelas bactérias anaeróbicas que usam o nitrato como oxidante. O nitrato e o nitrito são portanto convertidos nos gases dissolvidos NO e N_2, que não podem ser assimilados pelas algas.

Fixação de nitrogênio

A perda de nitrogênio prontamente disponível nos ecossistemas por desnitrificação é compensada pela fixação de nitrogênio. Esta redução do nitrogênio em formas biologicamente úteis é executada por bactérias especializadas, tais como a *Azotobacter*, uma espécie de vida livre; *Rhizobium*, que ocorre em associação simbiótica com as raízes de algumas leguminosas (membros da família da ervilha) e outras plantas (Fig. 23.12); e algumas cianobactérias. A enzima responsável pela fixação do nitrogênio por esses micro-organismos — nitrogenase — é desativada pelo oxigênio e trabalha eficientemente somente sob concentrações

FIG. 23.12 Algumas plantas proporcionam ambientes anaeróbicos para bactérias fixadoras de nitrogênio. (a) Nódulos nas raízes das leguminosas, como nestas sojas, abrigam bactérias simbióticas fixadoras de hidrogênio *Rhizobium*. (b) As numerosas "hastes" nesta micrografia de varredura eletrônica são bactérias *Rhizobium* dentro de um simbiossoma. Fotografia (a) cortesia de Thomas R. Sinclair; fotografia (b) de Simko/Visuals Unlimited.

extremamente baixas de oxigênio. Isso explica por que as bactérias *Azotobacter*, vivendo livremente no solo, apresentam somente uma pequena fração da capacidade fixadora de nitrogênio das bactérias *Rhizobium*, que vivem nos núcleos dos nódulos radiculares. Nestes, as células das raízes infectadas por *Rhizobium* formam estruturas membranosas chamadas de simbiossomas, dentro dos quais a bactéria vive. Dentro de um simbiossoma, as concentrações de oxigênio são mantidas muito baixas, tal que não interfiram com a atividade da nitrogenase. Embora os simbiossomas contenham pouco oxigênio livre, eles têm um suprimento abundante ligado a um tipo especial de hemoglobina, chamada leg-hemoglobina, que tem alta afinidade com o oxigênio. A leg-hemoglobina mantém a concentração de oxigênio livre no simbiossoma muito baixa, ao mesmo tempo em que proporciona um suprimento contínuo para a respiração de *Rhizobium*.

A fixação do nitrogênio requer energia, embora não mais do que a conversão de uma quantidade equivalente de nitrato em amônio pelas plantas. A redução de um átomo de nitrogênio molecular em amônio exige aproximadamente a mesma quantidade de energia liberada pela oxidação de um átomo de carbono orgânico em CO_2. As bactérias fixadoras de nitrogênio obtêm a energia de que precisam para reduzir o N_2 em NH_4^+ oxidando açúcares ou outros compostos orgânicos. Bactérias de vida livre devem conseguir estes recursos metabolizando detritos orgânicos no solo, sedimentos, ou na coluna de água. Suprimentos mais abundantes de energia estão disponíveis para *Rhizobium*, cujos parceiros vegetais as suprem com carboidratos.

Em escala global, a fixação de nitrogênio aproximadamente equilibra a produção de N_2 por desnitrificação. Numa escala local, a fixação de nitrogênio pode assumir uma importância muito maior, especialmente em *habitats* pobres em nitrogênio. Quando a terra é exposta primeiramente à colonização por plantas — como, por exemplo, são as áreas deixadas nuas por geleiras retrocedendo ou formadas por fluxos de lava recém-formados — as espécies vegetais com simbiontes fixadores de nitrogênio dominam a vegetação colonizadora.

ECÓLOGOS EM CAMPO

O destino do nitrato do solo numa floresta temperada. Os ecólogos estão cada vez mais usando isótopos raros de elementos químicos comuns para seguir seus caminhos nos ecossistemas naturais. A maioria dos elementos têm isótopos estáveis (não radioativos) que os pesquisadores podem adicionar aos ecossistemas além de sua ocorrência natural, e então medi-los à medida que se movem através dos diversos compartimentos. Além do oxigênio-18 e do carbono-13, um dos isótopos estáveis mais úteis tem sido o nitrogênio-15 (^{15}N), que constitui somente 0,4 do nitrogênio total na biosfera (a maior parte do nitrogênio tem peso atômico 14).

Gregory Zogg e seus colegas conduziram um experimento desses para seguir o caminho do nitrato numa floresta de bordo no norte de Michigan. O nitrato é naturalmente produzido no solo por nitrificação da amônia, mas também entra no solo pela chuva, que arrasta produtos dissolvidos da queima de combustíveis fósseis liberados na atmosfera. Os pesquisadores simularam essa entrada via precipitação adicionando nitrato de sódio enriquecido com ^{15}N ao solo da floresta natural na quantidade de 29,5 mg de ^{15}N por m^2, um nível típico de precipitação local. Então mediram o ^{15}N em diversos compartimentos do solo, incluindo a biomassa microbiana, matéria orgânica, raízes de vários tamanhos e componentes inorgânicos do solo, em intervalos durante um período de 16 semanas (Fig. 23.13).

Uma grande proporção do ^{15}N foi imediatamente incorporada (em 2 h) na biomassa microbiana, nos componentes inorgânicos do solo e na matéria orgânica do solo. A maior parte do nitrato marcado com ^{15}N desapareceu em duas semanas, após a aplicação inicial. Pequenas quantidades foram convertidas em amônio (NH_4^+), que não dura muito no solo antes de ser assimilado pelas bactérias ou raízes das plantas. O ^{15}N entrou nas raízes muito mais lentamente do que foi assimilado pelas bactérias, sem

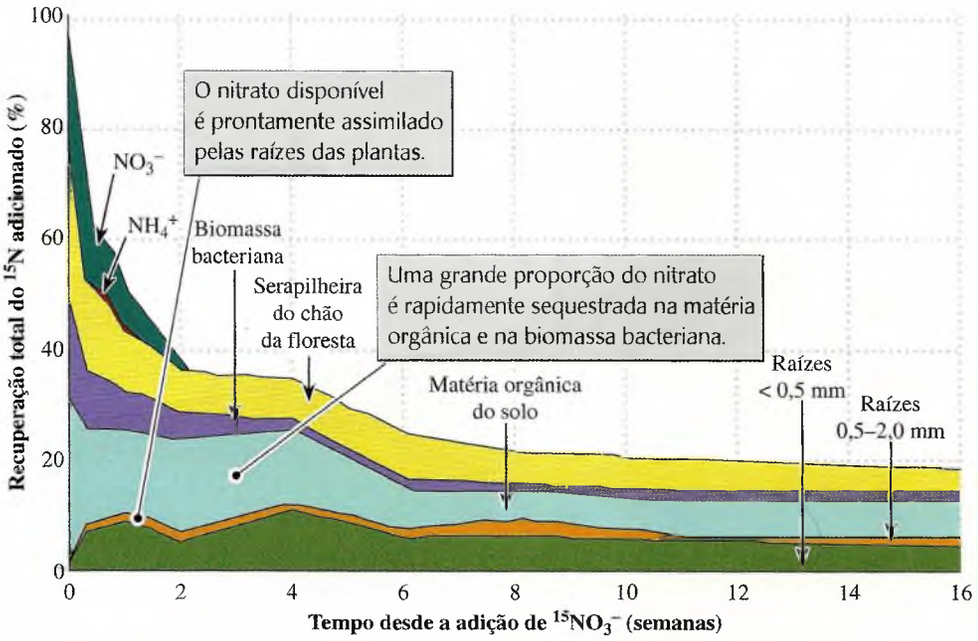


FIG. 23.13 O nitrogênio do nitrato na precipitação é rapidamente imobilizado por bactérias na matéria orgânica do solo da floresta. O desaparecimento gradual subsequente do isótopo estável ^{15}N neste experimento reflete a assimilação pelas plantas do elemento existente no solo à medida que o nitrogênio é liberado pela decomposição de matéria orgânica, incluindo a biomassa bacteriana. A maior parte do nitrato inorgânico desaparece em dois dias. Segundo G. P. Zogg et al., *Ecology* 81:1858–1866 (2000).

atingir sua concentração máxima nas raízes até uma semana após a aplicação inicial. O ^{15}N total adicionado ao solo diminuiu a cerca de 1/3 da quantidade inicial em 1 mês e a 1/4 em 2 meses. Parte do nitrogênio marcado deveria ter sido lixiviada mais profundamente no solo do que na amostra de 10 cm de profundidade, ou lixiviada para o lençol freático, e uma pequena quantidade deve ter sido perdida por desnitrificação. Contudo, a maior parte tinha, nesse tempo, sido assimilada pelas raízes das plantas e se incorporado nos tecidos do caule e das folhas (que não foram amostrados neste estudo). O resultado, surpreendente, foi que as bactérias no solo competem efetivamente com as raízes das plantas pelo nitrato. Em consequência, uma grande parte do nitrato adicionado foi rapidamente imobilizada nos compostos orgânicos que não estavam prontamente disponíveis para as plantas.

O ciclo do fósforo é quimicamente descomplicado

Os ecólogos têm estudado intensamente o papel do fósforo nos ecossistemas porque os organismos precisam desse elemento num nível relativamente alto (embora somente um décimo daquele do nitrogênio). O fósforo é um grande constituinte dos ácidos nucleicos, das membranas celulares, dos sistemas de transferência de energia, dos ossos e dos dentes. Pensa-se que ele limita a produção das plantas em muitos *habitats* aquáticos. Os influxos de fósforo nos rios e lagos, na forma de esgoto e escoamento superficial de agriculturas fertilizadas, podem estimular artificialmente a produção dos *habitats* aquáticos, que podem perturbar o equilíbrio ecossistêmico lateral e alterar a qualidade desses *habitats*. A poluição por detergentes portadores de fósforo foi uma grande contribuição para este problema até que produtos alternativos livres de fósforo fossem desenvolvidos.

O ciclo do fósforo (Fig. 23.14) tem menos passos do que o ciclo do nitrogênio porque, exceto para umas poucas transformações microbianas, o fósforo não passa pelas reações de oxidação–redução em seu ciclo através dos ecossistemas. As plantas assimilam o fósforo, na forma de íons de fosfato (PO_4^{3-}), do solo ou da água e o incorporam diretamente em seus vários compostos orgânicos. Os animais eliminam o excesso de fósforo em suas dietas excretando íons de fosfato na urina; as bactérias fosfatizadoras também convertem o fósforo dos detritos em íons de fosfato. O fósforo não entra na atmosfera sob qualquer forma que não seja poeira, por isso circula pouco entre a atmosfera e os outros compartimentos dos ecossistemas.

A acidez afeta grandemente a disponibilidade de fósforo para as plantas terrestres. Nos solos ácidos, o fósforo se liga fortemente às partículas de argila e forma compostos relativamente insolúveis com o ferro e o alumínio. Em solos básicos, forma outros compostos insolúveis — por exemplo, com o cálcio. Quando cálcio e ferro, ou alumínio, estão presentes no solo, as concentrações mais altas de fosfato solúvel ocorrem num pH entre 6 e 7.

Em sistemas aquáticos bem oxigenados, o fósforo forma logo compostos insolúveis com o ferro ou o cálcio e precipita para fora da coluna de água. Assim, sedimentos marinhos e de água doce agem como um sumidouro de fósforo, removendo continuamente o fósforo precipitado de seu ciclo rápido nos ecossistemas. Os compostos de fósforo logo se dissolvem e entram na coluna de água somente em sedimentos aquáticos deplecionados de oxigênio e nas águas do fundo. Sob estas condições, o ferro tende a se combinar com o enxofre, em vez de com o fósforo, formando sulfetos solúveis em vez de compostos de fosfato insolúveis.

Como o fósforo tende a se precipitar para fora da solução, a produtividade em águas superficiais quentes de lagos temperados normalmente diminui durante os meses de verão, à medida que as concentrações de fósforo decrescem. O fósforo é reposto nestas águas

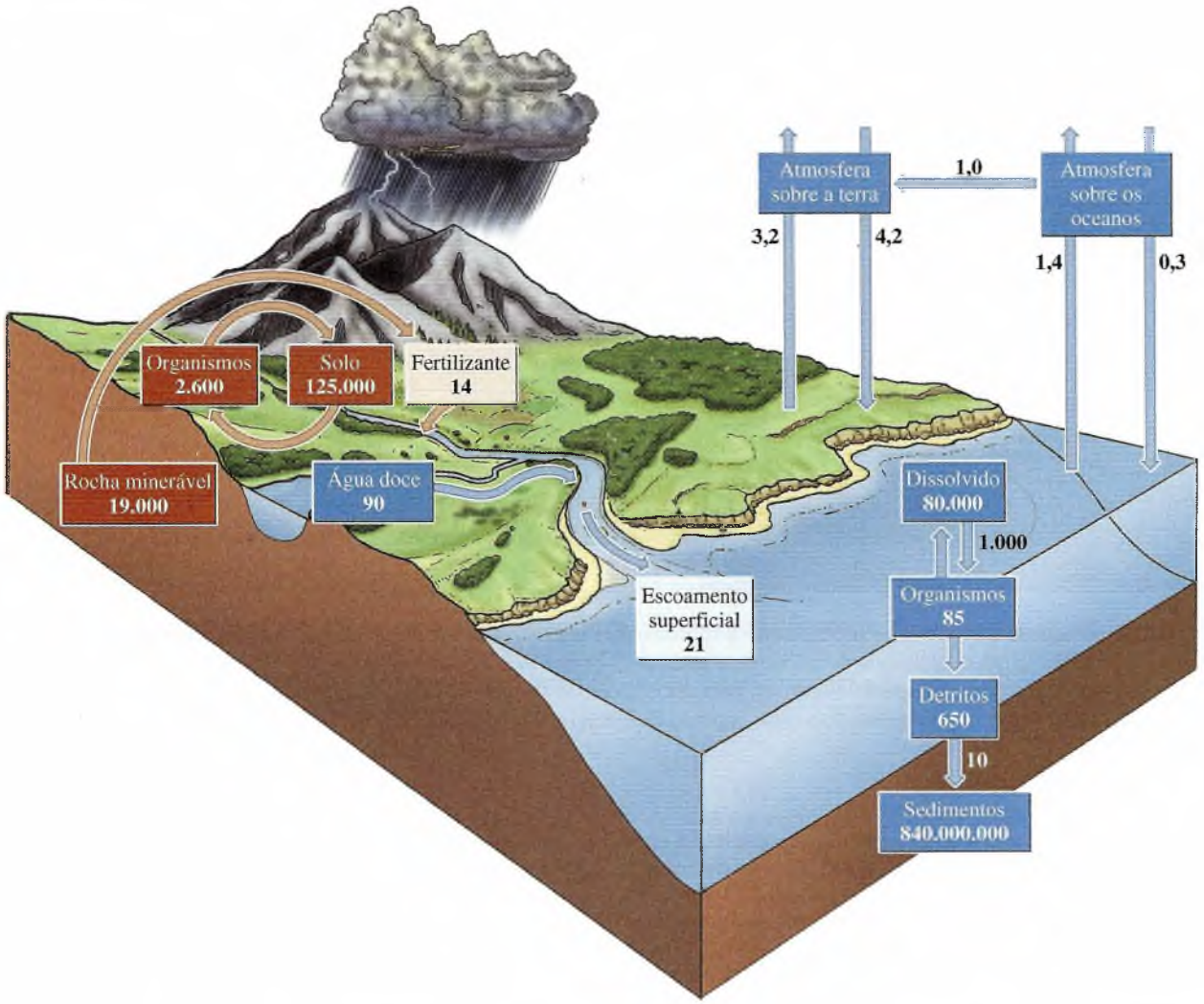


FIG. 23.14 O ciclo do fósforo tem menos passos do que os de outros ciclos dos elementos. Os tamanhos estimados dos compartimentos (caixas escuras) e as transferências entre os compartimentos (caixas claras) estão expressos em gigatoneladas (Gt) e Gt/ano, respectivamente.

superficiais somente quando a circulação total de outono ocorre. O fitoplâncton nas águas superficiais coleta muito da luz do Sol e obtém seus carbonos do abundante dióxido de carbono dissolvido; assim, o carbono e a luz do Sol não limitam a produção tanto quanto o fósforo o faz durante o verão (Fig. 23.15). As bactérias na coluna de água obtêm seus carbonos e fósforos em formas orgânicas a partir dos detritos, quando os organismos mortos se decompõem nas camadas superficiais do lago. O fitoplâncton não tem outra fonte de fósforo, contudo, a não ser aquele reciclado dos detritos, e assim compete com as bactérias por este recurso da mesma forma que as bactérias e as plantas competem pelo nitrato no solo.

Após a circulação total de primavera, quando o fósforo é abundante nas águas de superfície, a razão carbono:fósforo (C:P) da maioria dos organismos se equivale às necessidades de seus consumidores, e o material egestado tem uma razão C:P semelhante ou mesmo mais baixa do que o alimento ingerido. No verão, contudo, as concentrações de fósforo nas águas superficiais dos lagos estão tão baixas que o alimento que supre os consumidores fica basicamente sem fósforo. Além disso, as taxas de crescimento potencial dos organismos aumentam sob as temperaturas mais altas no verão, e assim sua demanda por fósforo também aumenta. Portanto, eles devem comer mais alimentos para obter o fósforo necessário ao seu crescimento e reprodução. Em consequência, os organismos extraem tanto fósforo quanto possível de sua dieta e egestam material adicionalmente deplecionado em fósforo. Em outras palavras, durante o verão, a estequiometria ecológica do lago se torna desequilibrada no sentido de que a composição do alimento não combina com as exigências dos consumidores (Fig. 23.16).

O enxofre existe em muitas formas oxidadas e reduzidas

Os organismos precisam de enxofre porque ele é constituinte de dois aminoácidos, a cisteína e a metionina. Mas a importância do enxofre nos ecossistemas vai muito além disso. Como o nitrogênio, o enxofre existe em muitas formas reduzidas e oxidadas, e por isso segue vias químicas complexas que afetam a circulação dos outros elementos (Fig. 23.17).

A forma mais oxidada de enxofre é o sulfato (SO_4^{2-}); as formas mais reduzidas são o sulfeto de hidrogênio (H_2S) e as

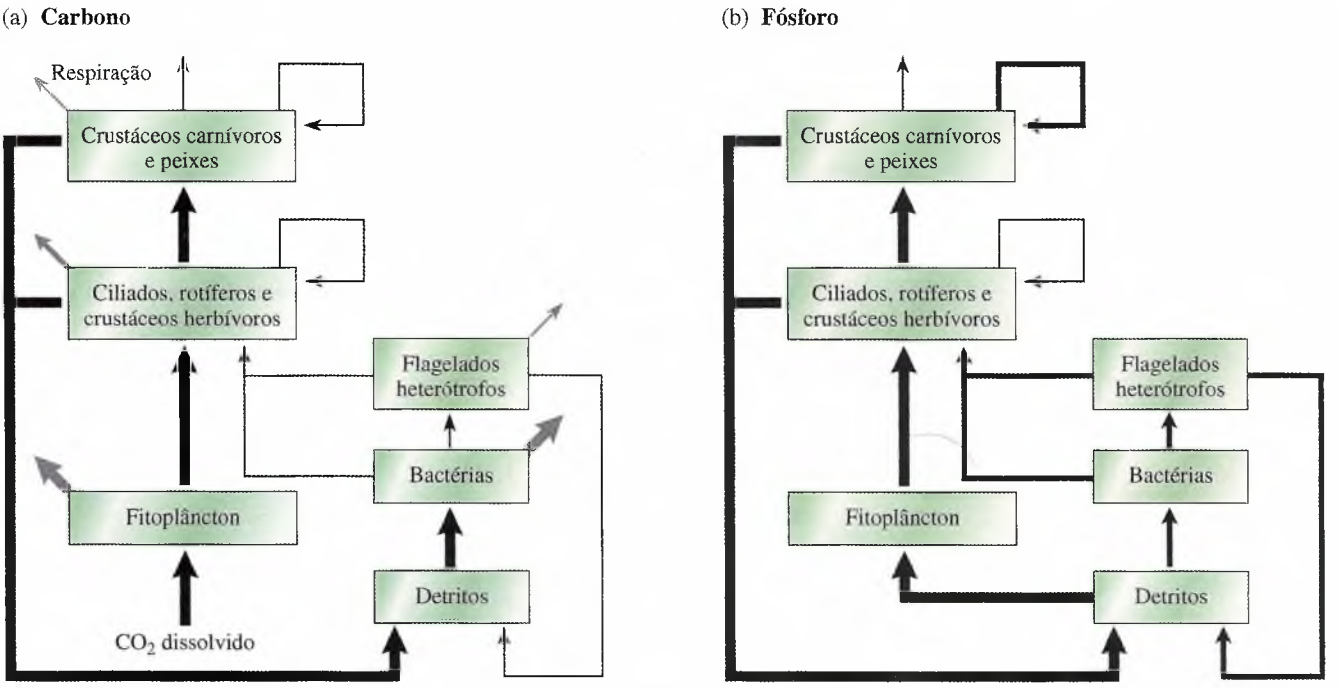


FIG. 23.15 As vias do ciclo do carbono e do fósforo diferem nos lagos temperados. Estes diagramas de fluxo sintetizam o ciclo dos elementos no Lago Constance, Alemanha, durante o verão. (a) O fitoplâncton obtém carbono na forma de CO_2 dissolvido, que é abundante durante o verão. (b) Seu fósforo, contudo, vem dos detritos orgânicos, os quais são severamente deplecionados no fim do verão. Segundo U. Gaedke, S. Hochstädter e D. Straile, *Ecol. Monogr.* 72(2):251–270 (2002).

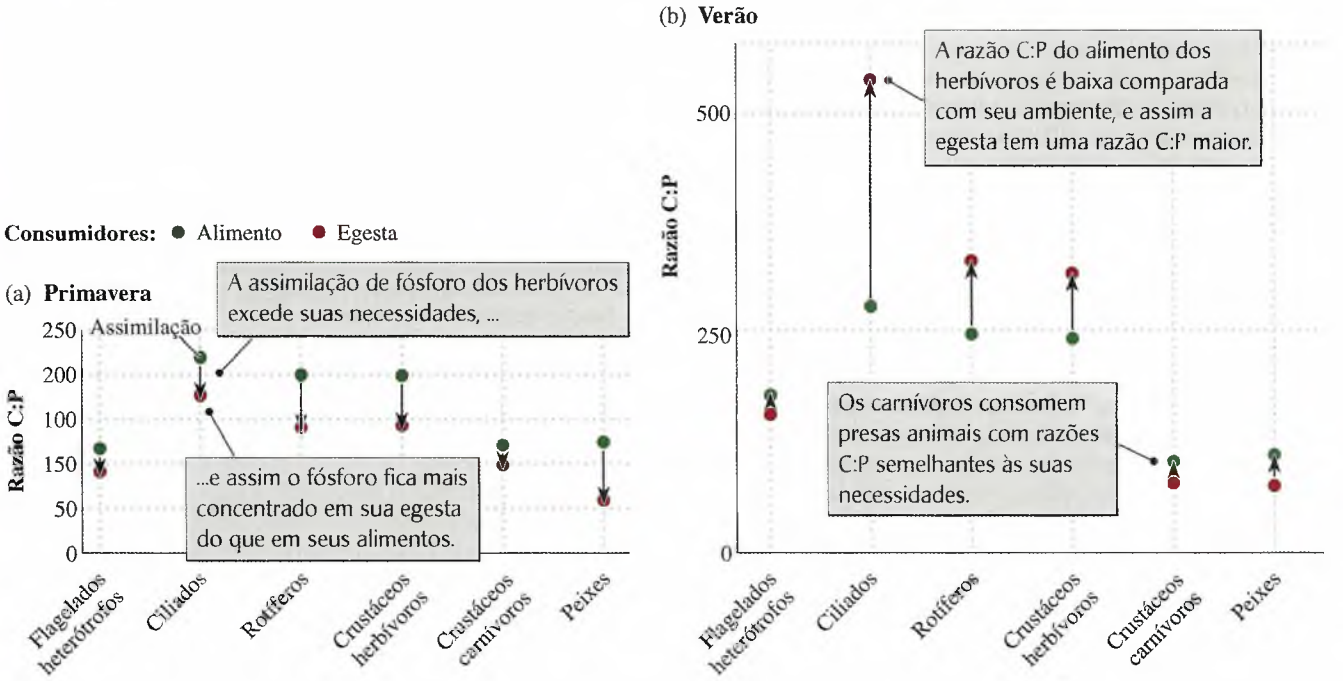


FIG. 23.16 A razão carbono:fósforo (C:P) reflete a depleção do fósforo nas camadas superficiais dos lagos temperados no verão. As razões C:P nos consumidores, no seu alimento e na sua egesta (a) na primavera e (b) no verão. Os ciliados, rotíferos e crustáceos herbáceos se alimentam de fitoplâncton, que tem concentrações mais baixas de fósforo no verão (C:P cerca de 250) do que na primavera (C:P < 200). Os flagelados heterótrofos, os crustáceos carnívoros e os peixes se alimentam de bactérias e de outros animais, que mantêm razões razoavelmente baixas e constantes de C:P (100–125), tal que eles sofrem pouca limitação de fósforo no verão. Segundo U. Gaedke, S. Hochstädter, e D. Straile, *Ecol. Monogr.* 72(2):251–270 (2002).

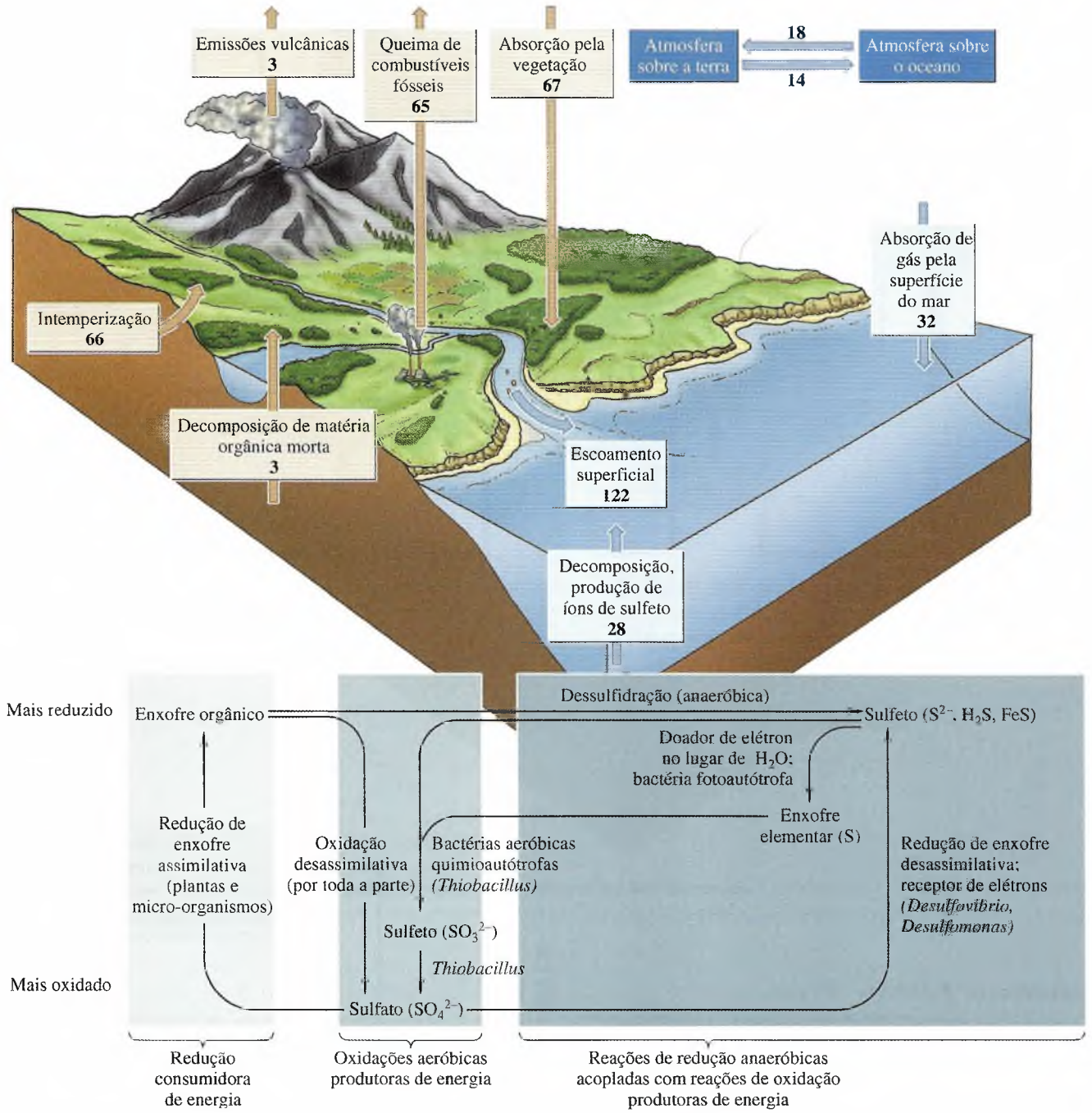


FIG. 23.17 O enxofre circula através de vias químicas complexas que afetam o ciclo dos outros elementos. Os tamanhos estimados dos compartimentos (caixas escuras) e as transferências entre os compartimentos (caixas claras) estão expressos em gigatoneladas (Gt) e Gt/ano, respectivamente.

formas orgânicas, como aquelas encontradas nos aminoácidos. Para assimilar o enxofre os organismos reduzem o sulfato a enxofre orgânico ($SO_4^{2-} \rightarrow$ S orgânico) num processo que consome energia. Nos ambientes aeróbicos, a redução do sulfato em enxofre orgânico equilibra a oxidação do enxofre orgânico de volta para sulfato, o que ocorre diretamente ou com o sulfeto (SO_3^{2-}) como um passo intermediário. Esta oxidação ocorre quando os animais excretam enxofre orgânico em excesso da sua dieta, e quando os micro-organismos decompõem as plantas e os detritos animais.

Sob condições anaeróbicas, como em sedimentos alagados, o sulfato, como o nitrato, pode funcionar como um oxidante. Nestes ambientes redutores, as bactérias *Desulfovibrio* e *Desulfomonas* podem usar a redução do sulfato para oxidar o carbono orgânico. O acoplamento dessas reações disponibiliza alguma energia para eles. O enxofre reduzido pode então ser usado pelas bactérias fotossintetizadoras para assimilar o carbono por vias análogas às da fotossíntese nas plantas verdes. Nestas reações, o enxofre toma o lugar do átomo de oxigênio na água como doador de elétrons. Assim, o enxofre elemental (S) se acumula, a

FIG. 23.18 Os córregos drenando do refugo de minas de carvão podem ser extremamente ácidos. Quando materiais como estes espólios de minas no Condado de Tioga, Pensilvânia, são expostos ao ar, os sulfetos que contêm são oxidados em sulfato, que então se combina com a água para produzir ácido sulfúrico. Fotografia de Tim McCabe, cortesia do U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

menos que os sedimentos sejam expostos à aeração ou à água oxigenada. Sob estas condições, o enxofre elemental pode ser oxidado ainda mais por bactérias aeróbicas quimioautótrofas, como a *Thiobacillus*, em sulfeto e sulfato.

O caminho do enxofre reduzido produzido sob condições anaeróbicas depende da disponibilidade de metais. Normalmente, o sulfeto de hidrogênio se forma (H_2S), e escapa dos sedimentos rasos e solos nodosos como um gás, com o seu cheiro característico de ovo podre. As condições anaeróbicas geralmente favorecem a redução do íon férrico (Fe^{3+}) em ferro-ferroso (Fe^{2+}), que pode se combinar com os íons de sulfeto (S^{2-}) para formar sulfeto de ferro (FeS). Os sulfetos são normalmente associados ao carvão e depósitos de óleo, que não têm oxigênio livre. Quando estes materiais são expostos à atmosfera em rejeitos de minas, ou queimados para produzir energia, o enxofre reduzido se oxida em sulfato (com a ajuda das bactérias *Thiobacillus* nos rejeitos de minas). Assim oxidado ele se combina com a água para produzir ácido sulfúrico (H_2SO_4), o grande componente da chuva ácida e da drenagem ácida de minas (Fig. 23.18).

Os micro-organismos assumem diversos papéis nos ciclos dos elementos

Como você por certo notou, muitas das transformações discutidas neste capítulo são executadas principal ou inteiramente por bactérias. De fato, se não fosse pelas atividades desses micro-organismos especializados, muitos ciclos de elementos seriam drasticamente alterados, e a produtividade da biosfera seria muito reduzida. Por exemplo, sem a capacidade de alguns micro-organismos em usar o nitrogênio, o enxofre e o ferro como receptores de elétrons, pouca decomposição ocorreria nos sedimentos orgânicos anaeróbicos, e a acumulação resultante de matéria orgânica reduziria a quantidade de carbono inorgânico disponível nos ecossistemas. Sem as bactérias fixadoras de nitrogênio, a desnitrificação sob condições anaeróbicas iria deplecionar lentamente os ecossistemas de seu nitrogênio disponível.

Na verdade, muitas das transformações químicas executadas pelos micro-organismos, como o metabolismo de açúcares e outras moléculas orgânicas, são executadas de forma semelhante pelas plantas e pelos animais. Contudo, as bactérias e as arqueobactérias se diferem fisiologicamente pela capacidade de muitas espécies em metabolizar substratos sob condições anaeróbicas e usar substratos diferentes do carbono orgânico como fonte de energia.

Como vimos, todo organismo precisa, acima de tudo, de uma fonte de carbono para construir as estruturas orgânicas e de uma fonte de energia para suprir os processos da vida. Os organismos diferem com respeito às suas fontes de carbono. Os **heterótrofos** obtêm carbono na forma reduzida (orgânico) consumindo outros organismos ou detritos orgânicos. Todos os animais e fungos, e muitas bactérias, são heterótrofos. Os **autótrofos** assimilam o carbono como dióxido de carbono e consomem energia para reduzi-lo em uma forma orgânica. Os **fotoautótrofos** usam a luz do Sol como sua fonte de energia para esta reação (fotossíntese). Todas as plantas e as algas verdes são fotoautótrofas, como o são as cianobactérias. Todos esses organismos usam H_2O como um doador de elétrons (agente redutor) e são aeróbicos. As bactérias púrpuras e verdes são também autótrofas, mas seus pigmentos absorvedores de luz diferem dos das plantas verdes; elas usam H_2S ou compostos orgânicos como doadores de elétrons, porque estes são anaeróbicos.

Os **quimioautótrofos** usam o CO_2 como uma fonte de carbono, mas obtêm energia para a sua redução pela oxidação aeróbica de substratos inorgânicos: o metano (por exemplo, *Methanosomonas* e *Methylomonas*); o hidrogênio (*Hidrogenomonas* e *Micrococcus*); a amônia (as bactérias nitrificadoras *Nitrosomonas* e *Nitrosococcus*); o nitrito (as bactérias nitrificadoras *Nitrobacter* e *Nitrococcus*); o sulfeto de hidrogênio, o enxofre e o sulfeto (*Thiobacillus*); ou os íons ferrosos *(Ferrobacillus* e *Gallionella*). Os quimioautótrofos são quase exclusivamente bactérias, aparentemente os únicos organismos que podem se tornar bioquimicamente especializados para fazer uso eficiente dos substratos inorgânicos e dessa forma dispor dos produtos de rejeito resultantes.

As comunidades altamente produtivas de organismos marinhos que se desenvolvem em torno de chaminés hidrotérmicas no mar profundo ilustram um papel especial dos micro-organismos do ecossistema (Fig. 23.19). Os cientistas do Woods Hole Oceanographic Institution (Instuição Oceanográfica de Woods Hole) foram os primeiros descobridores desses ecossistemas em miniatura nas águas profundas ao largo do Arquipélago Galápagos, em 1977. As comunidades de chaminés têm desde então sido encontradas e estão na verdade amplamente distribuídas nas bacias oceânicas de todo o mundo. Os membros mais numerosos dessas comunidades são moluscos gigantes de concha clara e vermes tubulares (pogonóforos) que crescem até três metros de comprimento, mas numerosos crustáceos, anelídeos, moluscos

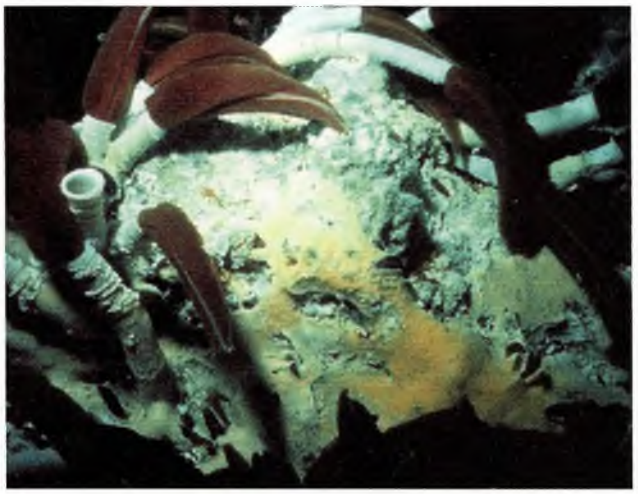


FIG. 23.19 As bactérias quimioautótrofas de enxofre formam a base da cadeia alimentar nas comunidades de chaminés hidrotérmicas. Outros organismos de chaminés, como estes vermes tubulares (*Riftia pachyptila*) numa chaminé hidrotérmica do Pacífico, se baseiam nessas bactérias para produzir alimento. Fotografia de C. Van Dover, cortesia de OAR/National Undersea Research Program (NURP).

e peixes também se aglomeram em grandes densidades em torno das chaminés hidrotérmicas. A alta produtividade das comunidades de chaminé contrasta notavelmente com a aparência desértica do fundo do oceano circundante.

Como estas comunidades obtêm energia? As chaminés estão localizadas bem abaixo do nível de penetração da luz, tornando a fotossíntese impossível. De fato, a produtividade das comunidades de chaminés depende das qualidades únicas da água que sai das próprias chaminés. Esta água é quente e carregada de sulfeto de hidrogênio (H_2S), uma forma reduzida de enxofre. No ponto onde as águas das chaminés e do mar se misturam, as condições são ideais para as bactérias quimioautótrofas de enxofre. Estas bactérias usam o oxigênio da água do mar para oxidar o sulfeto de hidrogênio da água da chaminé ($H_2S \rightarrow SO_4^{2-}$ + energia), que proporciona a elas uma fonte de energia para a redução assimilativa do carbono inorgânico e do nitrogênio a partir da água do mar (p. ex., $NO_3^- \rightarrow NH_4^+$). Todos os outros membros das comunidades de chaminé se alimentam destas bactérias, que assim formam a base da cadeia alimentar local. Os pogonóforos se desenvolveram de tal forma como simbióticos abrigadores de colônias de bactérias em seus tecidos que possuem um órgão especializado, o trofossomo, que proporciona um lugar protegido para as bactérias viverem em troca de compartilharem o nitrogênio do carboidrato e orgânico que elas produzem.

Neste capítulo examinamos o ciclo de diversos elementos importantes do ponto de vista de suas reações químicas e bioquímicas. Os elementos são ciclados através dos ecossistemas principalmente porque as atividades metabólicas dos organismos resultam em transformações destes elementos. Os tipos de transformações que predominam dependem das condições físicas e químicas do ecossistema. Cada tipo de *habitat* apresenta um ambiente químico diferente, particularmente com relação à presença ou ausência de oxigênio e de possíveis fontes de energia. É razoável, portanto, que os padrões de ciclagem de elementos devam diferir grandemente entre *habitats* e ecossistemas. No próximo capítulo, confrontaremos a circulação de elementos nos ambientes aquáticos e terrestres, focalizando em como algumas das características físicas únicas de cada um desses ambientes afetam as transformações químicas e bioquímicas envolvidas na produção de compostos orgânicos e na reciclagem de elementos.

RESUMO

1. Diferente da energia, os elementos químicos são retidos dentro da biosfera, onde são continuamente reciclados entre os componentes físicos e biológicos dos ecossistemas.

2. O movimento de energia através dos ecossistemas acompanha as vias de diversos elementos, particularmente a do carbono. As transformações bioquímicas diferentes do carbono consomem ou liberam energia.

3. A maioria das transformações de energia bioquímica está associada com reações bioquímicas acopladas. Uma reação de oxidação liberadora de energia é acompanhada por uma reação de redução consumidora de energia, e a energia é transferida dos reagentes numa reação para os produtos na outra.

4. A circulação de elementos químicos pelos ecossistemas pode ser vista como o movimento entre os compartimentos. Os grandes compartimentos dos ecossistemas são os organismos vivos e os detritos orgânicos, as formas inorgânicas acessíveis, e as formas orgânicas e inorgânicas inacessíveis, em sua maior parte aprisionadas nos sedimentos.

5. O ciclo hidrológico global proporciona uma analogia para a reciclagem dos elementos nos ecossistemas. A energia é necessária para evaporar a água porque as moléculas de vapor da água têm um conteúdo energético mais alto do que as moléculas de água líquida. Esta energia é liberada como calor quando o vapor de água se condensa na atmosfera para produzir a precipitação. No geral, a evaporação equilibra a precipitação.

6. Três classes de processos fazem com que o carbono recicle pelos ecossistemas: a fotossíntese e a respiração, as trocas de dióxido de carbono entre a atmosfera e os oceanos, e a precipitação dos sedimentos de carbonato nos oceanos.

7. O dióxido de carbono é continuamente intercambiado entre a atmosfera e as águas superficiais. O CO_2 dissolvido nos oceanos entra em equilíbrio químico com o carbonato e os íons de carbonato que, na presença de cálcio, tendem a se precipitar e formar sedimentos. As espessas acumulações desses sedimentos marinhos podem se tornar rocha calcária.

8. Em sedimentos anaeróbicos como os sedimentos alagados dos pântanos e arrozais, algumas arqueobactérias podem usar o carbono orgânico como oxidante. Este processo resulta na produção de metano (CH_4), um potente gás de estufa. As arqueobactérias nos rumens do gado também produzem quantidades significativas de metano.

9. Durante o início da Era Paleozoica, a atmosfera continha 15–20 vezes mais CO_2 do que no presente, e as temperaturas globais eram muito mais altas. O desenvolvimento de vegetação de floresta há cerca de 400 milhões de anos levou a uma crescente intemperização e dissolução do cálcio e do magnésio, e à formação de sedimentos de carbonatos nos oceanos,

grandemente reduzindo as concentrações de CO_2 na atmosfera.

10. O nitrogênio tem muitas formas reduzidas e oxidadas, e consequentemente segue vias complicadas através dos ecossistemas. A maior parte do nitrogênio que recicla pelos compartimentos biológicos dos ecossistemas segue o ciclo que leva do nitrato, pelo nitrogênio orgânico (após assimilação pelas plantas), pela amônia, pelo nitrito (após a nitrificação por bactérias), e então de volta a nitrato (após nitrificação adicional). Os últimos dois passos são executados por bactérias especializadas na presença de oxigênio.

11. Sob condições anaeróbicas nos solos, nos sedimentos e nas águas profundas, certas bactérias podem usar o nitrato em vez do oxigênio como agente oxidante. Este processo, chamado de desnitrificação, transforma nitrato em nitrito e por fim em óxido nitroso e nitrogênio molecular.

12. A perda de nitrogênio disponível através da desnitrificação é equilibrada pela fixação de nitrogênio pelas bactérias. Muito da fixação do nitrogênio em sistemas terrestres é executado pelas bactérias *Rhizobium* nos nódulos das raízes das leguminosas.

13. Os ecólogos podem seguir o movimento de elementos, como o nitrogênio, usando isótopos estáveis, como o nitrogênio-15 (^{15}N), que serve como indicador do aparecimento do elemento nos diferentes compartimentos do ecossistema.

14. As plantas assimilam o fósforo na forma de íons de fosfato (PO_4^{3-}). A energia potencial do átomo de fósforo não muda durante sua reciclagem através dos ecossistemas, e assim não está envolvida em reações transformadoras de energia.

15. A disponibilidade de fósforo, que normalmente limita a produção primária das plantas e do fitoplâncton, varia com a acidez e o nível de oxidação do solo ou da água. As razões de carbono para fósforo (C:P) são normalmente usadas para se determinar a qualidade dos recursos alimentares para os consumidores.

16. A redução do sulfato em enxofre orgânico é equilibrada pela oxidação do enxofre orgânico em sulfato nos ambientes aeróbicos. Nos ambientes anaeróbicos pode agir como um oxidante na forma de sulfato ou como um agente redutor (para bactérias fotoautótrofas) nas formas de enxofre elemental e íon de sulfeto.

17. Muitas transformações de elementos, particularmente sob condições anaeróbicas, são executadas por micro-organismos bioquimicamente especializados. Estes portanto representam importantes papeis na reciclagem dos elementos através dos ecossistemas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Como a energia do Sol determina o movimento da água dos oceanos para os continentes e de volta para os oceanos novamente?

2. Como o oceano ameniza os efeitos da queima de combustíveis fósseis das concentrações de CO_2 na atmosfera?

3. Por que o gás metano é normalmente produzido nos pântanos e nos arrozais?

4. Por que uma queda significativa no CO_2 atmosférico de 400 a 300 Maa foi associada com o desenvolvimento da vegetação de floresta na Terra?

5. Por que a disponibilidade de formas utilizáveis de nitrogênio é baixa no fundo do oceano?

6. Como poderiam as bactérias fixadoras de nitrogênio vivendo em simbiose com plantas afetar os tipos de ambientes nos quais as plantas poderiam viver?

7. Como a disponibilidade de baixo pH, alto pH e alto oxigênio na água afetam a disponibilidade de fósforo na água.

8. Compare e confronte os fotoautótrofos com os quimioautótrofos.

LEITURAS SUGERIDAS

Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437:349–355.

Berner, R. A. 1997. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO_2. *Science* 276:544–546.

Berner, R. A., and A. C. Lasaga. 1989. Modeling the geochemical carbon cycle. *Scientific American* 260:74–81.

Coleman, D. C., C. P. P. Reid, and C. V. Cole. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13:1–55.

Fenchel, T., and B. J. Finlay. 1995. *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds.* Oxford University Press, Oxford.

Gaedke, U., S. Hochstädter, and D. Straile. 2002. Interplay between energy limitation and nutritional deficiency: Empirical data and food web models. *Ecological Monographs* 72(2):251–270.

Grassle, J. F. 1985. Hydrothermal vent animals: Distribution and biology. *Science* 229:713–717.

Grünfeld, S., and H. Brix. 1999. Methanogenesis and methane emissions: Effects of water table, substrate type and presence of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 64:63–75.

Hobbie, J. E., and E. A. Hobbie. 2006. ^{15}N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology* 87:816–822.

Howarth, R. W. 1993. Microbial processes in salt-marsh sediments. In T. E. Ford (ed.), *Aquatic Microbiology,* pp. 239–259. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Jannasch, H. W., and M. J. Mottl. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science* 229:717–725.

Morgan, J. A., et al. 2004. CO_2 enhances productivity, alters species composition, and reduces digestibility of shortgrass steppe vegetation. *Ecological Applications* 14:208–219.

Pearson, H. L., and P. M. Vitousek. 2002. Nitrogen and phosphorus dynamics and symbiotic nitrogen fixation across a substrate-age gradient in Hawaii. *Ecosystems* 5:587–596.

Post, W. M., et al. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist* 78(4):310–326.

Retallack, G. J. 1997. Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science* 276:583–585.

Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change.* Academic Press, San Diego.

Stacey, G., R. H. Burris, and H. J. Evans (eds.). 1992. *Biological Nitrogen Fixation.* Chapman & Hall, New York.

Vitousek, P. M., et al. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Causes and consequences. *Issues in Ecology* 1:1–17.

West, J. B., et al. 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology and Evolution* 21(7):408–414

Zogg, G. P., et al. 2000. Microbial immobilization and the retention of anthropogenic nitrate in a northern hardwood forest. *Ecology* 81:1858–1866.

CAPÍTULO 24

A Regeneração de Nutrientes em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos

Durante a década de 1960, os cientistas no nordeste dos Estados Unidos e na Europa Central ficaram alarmados pelas mortes de muitas árvores em florestas sobre solos pobres. Estas mortes pareciam estar correlacionadas com a precipitação ácida. A assim chamada chuva ácida é causada pelos produtos da queima de combustíveis fósseis liberados na atmosfera. Entre estes produtos estão vastas quantidades de dióxido de enxofre (SO_2) e óxido nitroso (N_2O), que são adicionalmente oxidados na atmosfera em sulfato (SO_4^{2-}) e nitrato (NO_3^-). Estes íons, por sua vez, formam ácido sulfúrico e ácido nítrico quando entram em contato com as gotas de água na atmosfera. Consequentemente, o pH da água da chuva pode cair bastante até 4, e o dos córregos até quase 5.

Estava claro que a chuva ácida estava danificando as florestas. Em 1970, o Congresso dos Estados Unidos aprovou a Lei do Ar Limpo (*Clean Air Act*) para reduzir as emissões de SO_2 e de material particulado das fábricas e usinas. O efeito desta legislação foi notável. Os óxidos de enxofre e, especialmente, o material particulado na atmosfera começaram a diminuir quase imediatamente (Fig. 24.1). Contudo, os cientistas se surpreenderam ao descobrir que as florestas não mostravam sinais de recuperação.

Desconcertado por essa descoberta, o ecólogo Gene Likens e seus colegas começaram a examinar os registros da química do solo e da água e os do crescimento das árvores da Floresta Experimental de Hubbard Brook, em New Hampshire, guardados desde 1963. Examinando as entradas e saídas dos vários elementos, eles foram capazes de chegar a uma explicação em três partes para a incapacidade das árvores em responder à mudança na entrada de água da chuva. Primeiro, as emissões de enxofre começaram a diminuir após a Lei do Ar Limpo, mas permaneceram relativamente altas, e as emissões de óxido de nitrogênio na verdade aumentaram. Assim, a acidez da precipitação e das águas correntes diminuiu lentamente. Segundo, as emissões de particulado caíram abruptamente após 1970, mas isto

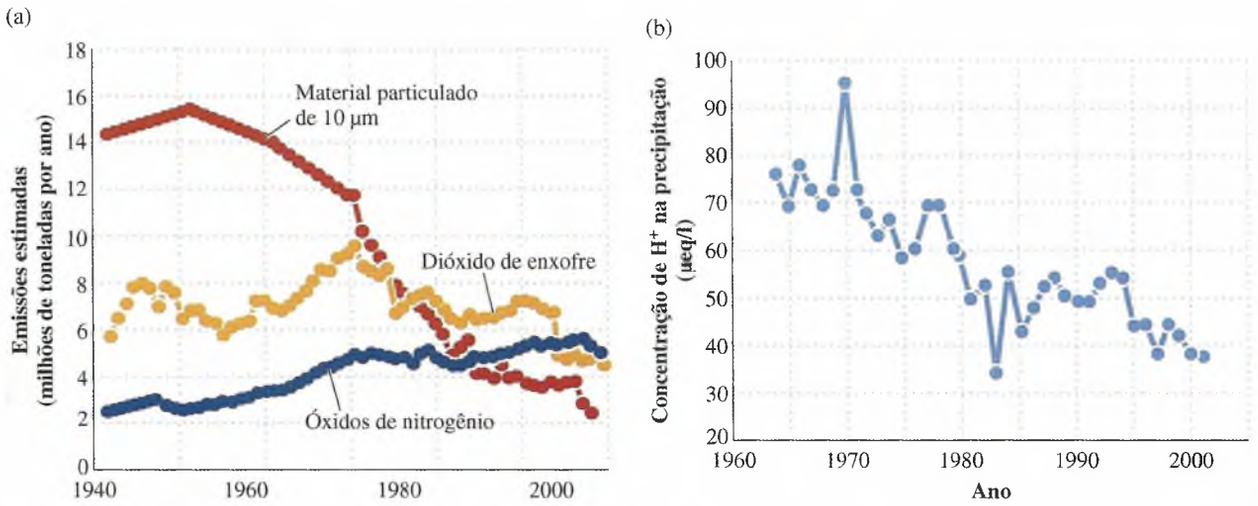


FIG. 24.1 A chuva ácida é produzida pela queima de combustíveis fósseis. (a) As emissões de particulados, dióxido de enxofre e óxido de nitrogênio na bacia de Hubbard Brook são mostradas para o período antes e depois da aprovação da Lei do Ar Limpo em 1970. Note que as emissões de óxido de nitrogênio continuaram a aumentar. (b) As concentrações de íon de hidrogênio na precipitação (100 μeq/l = pH 4; 10 μeq/l = pH 5). Segundo G. E. Likens, *Ecology* 85:2355–2362 (2004).

também removeu uma grande fonte de cálcio para o ecossistema de Hubbard Brook, sendo responsável por talvez metade das entradas anteriores a 1970. O cálcio e outros íons positivamente carregados reduzem a acidez da água e do solo. Sem esta entrada de cálcio, o sistema permaneceu ácido.

O terceiro fator impedindo a recuperação foi o lixiviamento de longo prazo do cálcio e de outros íons positivos do solo pelos íons de hidrogênio na chuva acidificada. As árvores consomem cálcio e magnésio para o seu próprio crescimento, mas as concentrações destes elementos no solo tinham diminuído dramaticamente. A chuva ácida foi literalmente roubando nutrientes do solo. Este problema se manifestou nas concentrações de cálcio nos troncos das árvores de abeto-vermelho num período de 50 anos. Numa localidade, as concentrações de cálcio aumentaram durante a década de 1950, à medida que a chuva cada vez mais ácida solubilizou o cálcio do solo, tornando-o mais prontamente disponível para as árvores. Após 1960, contudo, as concentrações de cálcio do solo diminuíram, e a quantidade de cálcio assimilado começou a declinar e limitar o crescimento das árvores.

O estudo de Hubbard Brook contém lições importantes para os ecólogos de florestas. Primeiro, as árvores nas regiões de chuva ácida morrem não por causa dos efeitos diretos das concentrações altas de íon de hidrogênio, mas por causa do lixiviamento de longo prazo dos nutrientes do solo. Segundo, a recuperação natural das florestas que crescem em solos pobres de nutrientes exige uma restauração dos nutrientes do solo através do lento processo de intemperização, que, como veremos, pode levar um século ou mais. Assim, mesmo quando as causas da deterioração ambiental são resolvidas rapidamente, seus efeitos globais sobre o funcionamento do ecossistema podem permanecer por muitos anos. Mais genericamente, o estudo demonstrou que uma compreensão da circulação de nutrientes e dos processos de regeneração é crucial para compreender como os ecossistemas funcionam.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A intemperização torna os nutrientes disponíveis nos ecossistemas terrestres
- A regeneração de nutrientes nos ecossistemas terrestres ocorre no solo
- As associações micorrizais de fungos e raízes de plantas promovem a assimilação de nutrientes
- A regeneração de nutrientes pode seguir muitas vias
- O clima afeta as vias e as taxas de regeneração de nutrientes
- Nos ecossistemas aquáticos os nutrientes são regenerados lentamente nas águas profundas e nos sedimentos
- A estratificação retarda a circulação dos nutrientes nos ecossistemas aquáticos
- A depleção do oxigênio facilita a regeneração de nutrientes em águas profundas
- A entrada de nutrientes controla a produção na água doce e nos ecossistemas marinhos de água rasa
- Os nutrientes limitam a produção nos oceanos

Os elementos químicos podem assumir diferentes formas à medida que circulam através dos ecossistemas, mas somente algumas destas formas são úteis para os organismos. O nitrogênio, por exemplo, pode existir na forma de óxidos de nitrogênio, amônio ou N_2, mas somente o nitrogênio nas primeiras duas formas está acessível para a vida vegetal. As reações químicas e bioquímicas que criam estes compostos dependem das propriedades químicas dos elementos, mas são também modificadas de forma única pelas condições físicas e químicas criadas em cada tipo de ecossistema terrestre e aquático. Como todos os organismos se baseiam na presença de nutrientes em formas que possam usar, a circulação e a regeneração de nutrientes é um regulador importante do funcionamento do ecossistema. Neste capítulo, discutiremos como os processos bioquímicos nos solos, nas águas e nos sedimentos influenciam a produtividade dos ecossistemas e a circulação dos nutrientes dentro deles.

Uma vez incorporados pelos produtores primários, os nutrientes devem ser regenerados através da decomposição em formas usáveis ou repostos de fora do sistema para que o ciclo não seja interrompido. Os processos de regeneração de nutrientes são diferentes nos ecossistemas terrestres e aquáticos. Na verdade, transformações químicas e bioquímicas semelhantes ocorrem em ambos os sistemas: a oxidação dos carboidratos, a nitrificação e a oxidação do enxofre por bactérias quimioautotróficas, entre muitos outros. Mas nutrientes regenerados são mais facilmente recuperados nos sistemas terrestres do que nos aquáticos. Nos ecossistemas terrestres, a maior parte dos elementos circula através dos detritos na superfície do solo, onde as raízes das plantas e seus fungos micorrizais associados têm pronto acesso aos nutrientes. Nos *habitats* aquáticos, os sedimentos são a fonte última de nutrientes regenerados, e os sedimentos no fundo dos lagos e dos oceanos são normalmente removidos para longe dos lugares onde ocorre a produção primária nas águas superficiais. Uma outra diferença é que a maior parte do metabolismo nos ecossistemas terrestres é aeróbico, enquanto nos sistemas aquáticos muito do ciclo dos elementos resulta de processos anaeróbicos.

A intemperização torna os nutrientes disponíveis nos ecossistemas terrestres

Nos ecossistemas terrestres, a maioria dos elementos nutrientes circula rapidamente através de três compartimentos: solo, biomassa vegetal e detritos. Os nutrientes são perdidos em córregos e lençóis de água que deixam o ecossistema local (Fig. 24.2). Portanto, alguma fonte de novos nutrientes é necessária para o ciclo de nutrientes continuar no mesmo nível e manter a produtividade do ecossistema. Novos nutrientes inorgânicos são adicionados ao sistema pela intemperização da rocha matriz que subjaz o solo, assim como pela entrada, a partir da atmosfera, de particulados, como íons dissolvidos na precipitação ou como elementos moleculares (tais como o N_2) assimilados em formas orgânicas por bactérias. As comunidades biológicas desenvolvendo-se em rocha recentemente exposta (ruderais) ou areia são completamente dependentes de tais fontes externas de nutrientes.

A grande fonte de novos nutrientes para os ecossistemas terrestres é a formação de solo através da intemperização da rocha matriz e outros materiais parentais (veja o Capítulo 4). A *intemperização* é a decomposição física e alteração química das rochas e minerais próximo à superfície da Terra. Substâncias como o ácido carbônico da chuva e os ácidos orgânicos produzidos pela

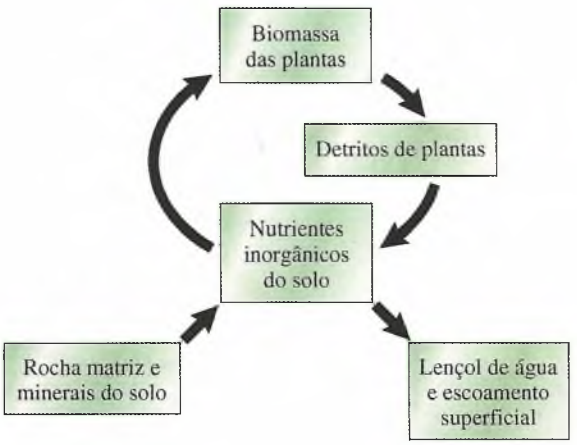


FIG. 24.2 Os nutrientes nos ecossistemas terrestres ciclam através dos organismos vivos, dos detritos e dos componentes inorgânicos do solo. Os nutrientes são lentamente adicionados ao solo pela intemperização e removidos dos ecossistemas dissolvidos nos lençóis de água e no escoamento superficial de água.

decomposição da serapilheira reagem com os minerais no material matriz e liberam diversos íons essenciais ao crescimento das plantas.

Quão rápido ocorre a intemperização? A intemperização normalmente acontece sob as camadas profundas do solo, onde ela não pode ser medida diretamente. Contudo, em muitas áreas não perturbadas, os cientistas de solo podem estimar a taxa de intemperização indiretamente pela quantificação da perda líquida de certos elementos de um sistema. Os íons positivos, tais como o cálcio (Ca^{2+}), o potássio (K^+), o sódio (Na^+) e o magnésio (Mg^{2+}), são bons candidatos para estas medidas, porque se dissolvem prontamente na água e deixam o solo pelo lençol de água e por fim nos córregos, nos quais podem ser medidos facilmente. Quando um solo está em equilíbrio, como pode estar em áreas não perturbadas, a perda de um elemento do solo é igual à entrada daquele elemento pela intemperização mais os ganhos de outras fontes, como da precipitação e de material particulado. Assim, pode-se estimar a entrada da intemperização a partir da informação sobre a entrada de precipitação e a perda nos córregos.

Estas medidas são feitas adequadamente em algumas áreas e bacias. Uma **bacia** é toda a área de drenagem de um córrego ou rio na qual toda a água superficial e subterrânea sai por um único ponto. Os cientistas têm obtido balanços de nutrientes detalhados para diversas pequenas bacias medindo as entradas de nutrientes na chuva coletada em vários locais nas bacias (Fig. 24.3) e as saídas de nutrientes nas águas correntes que drenam a partir delas (Fig. 24.4).

Talvez o estudo de bacia mais bem conhecido venha da Floresta Experimental de Hubbard Brook de New Hampshire, descrito na abertura deste capítulo. Os cientistas ali monitoraram mudanças no ecossistema da floresta por mais de 50 anos. Durante as décadas de 1960 e 1970, um período de alta precipitação ácida, a entrada anual de Ca^{2+} dissolvido na precipitação em Hubbard Brook foi em média de 2 quilogramas por hectare (kg/ha), enquanto a perda de Ca^{2+} dissolvido no fluxo das correntes foi de 14 kg/ha. Portanto, a perda líquida do sistema é igual a 12 kg/ha por ano. A biomassa de plantas vivas e mortas aumentou na bacia durante o período do estudo, porque a floresta estava ainda se recuperando do desmatamento de muitos anos atrás. A

FIG. 24.3 Pluviômetros são usados para medir as entradas de nutrientes. Estes pluviômetros foram instalados num bosque de pinheiro-ponderosa na Califórnia para interceptar a precipitação caindo através do dossel da floresta e escorrendo pelos troncos das árvores. As análises do conteúdo de nutrientes da água coletada de pluviômetros como estes ajudaram os pesquisadores a determinar o balanço global de nutrientes da floresta e as vias específicas dos ciclos minerais. Cortesia do U.S. Forest Service.

incorporação de cálcio na vegetação e nos detritos trouxe a remoção global de cálcio do solo mineral para 21 kg/ha por ano.

Como o cálcio constitui cerca de 1,4% do peso da rocha matriz na área, os cientistas estimaram que para atingir esta perda anual de cálcio seria exigida a intemperização de cerca de 1.500 kg (21/0,014) de rocha matriz por hectare, ou cerca de 1 mm de profundidade por ano. Contudo, como este período foi de alta acidez e rápido lixiviamento do solo, sabemos agora que o sistema do solo não estava em equilíbrio e que as entradas de cálcio através da intemperização foram indubitavelmente muito mais baixas do que a estimada. Contudo, este exemplo ilustra quão pouco a lenta intemperização da rocha matriz contribui para a assimilação anual de nutrientes pela vegetação. O grosso dos nutrientes tornados disponíveis para as plantas vem da decomposição dos detritos e pequenas moléculas orgânicas no próprio solo. Tipicamente, a intemperização da rocha matriz proporciona somente 10% dos nutrientes do solo assimilados pela vegetação a cada ano. Em outras palavras, a maior parte dos nutrientes nos ecossistemas é regenerada dentro destes ecossistemas.

FIG. 24.4 Os medidores de vazão são usados para medir as saídas de nutrientes. Este medidor de corrente foi colocado no extremo inferior da bacia do Laboratório Hidrológico de Coweeta, Carolina do Norte. A ponta em forma de V foi projetada de modo que a vazão de água através dela possa ser estimada a partir do nível da água da bacia atrás do dispositivo. Fotografia de Barry Near, U.S.F.S.

A regeneração de nutrientes nos ecossistemas terrestres ocorre no solo

A assimilação de nutrientes inorgânicos pelas plantas e pela decomposição de detritos por micro-organismos são processos bioquímicos influenciados pela temperatura, umidade, pH e outros fatores. Assim, a taxa de circulação de nutrientes e a produtividade global do ecossistema são sensíveis a estas influências físicas. Como os nutrientes se movem entre os compartimentos do ecossistema por sua vez — isto é, do solo para as plantas, para os detritos e de volta para o solo — a taxa de circulação é limitada pelo passo mais lento. Na maioria dos casos, este passo é a decomposição dos detritos.

As plantas assimilam os elementos do solo muito mais rapidamente do que a intemperização os gera do material parental. Nutrientes importantes, como o nitrogênio, o fósforo e o enxofre, são tipicamente escassos no material parental. As rochas ígneas, como o granito e o basalto, não contêm nitrogênio, somente 0,3% de fosfato, e somente 0,1% de sulfato em massa. A maioria das rochas sedimentares contém pouco mais. Assim, a intemperização adiciona pouco destes nutrientes ao solo; as entradas da precipitação e da fixação de nitrogênio são também pequenas. O desenvolvimento dos ecossistemas em substratos recentemente expostos exige longos períodos de acumulação de nutrientes. Nos ecossistemas maduros, a produção das plantas depende da rápida regeneração destes nutrientes dos detritos e sua retenção nos ecossistemas.

Os detritos orgânicos se acumulam em toda parte, e mais abundantemente no solo de *habitats* terrestres. Nestes *habitats*, partes das plantas não consumidas pelos herbívoros cobrem a superfície do solo, junto com excretas de animais e outros restos orgânicos (Fig. 24.5). Noventa por cento ou mais da biomassa vegetal produzida nas florestas passa através deste compartimento dos detritos. Os processos de decaimento decompõem os detritos, liberando os nutrientes que contêm em formas que podem ser reutilizadas pelas plantas.

A decomposição da serapilheira numa floresta ocorre de quatro formas: (1) pelo lixiviamento da água sobre os minerais solúveis e pequenos compostos orgânicos; (2) pelo consumo por grandes detritívoros (milípedes, minhocas, tatuzinhos e outros invertebrados); (3) pela decomposição de componentes lenhosos e outros carboidratos nas folhas pelos fungos; e (4) pela decomposição de quase tudo pelas bactérias.

Entre 10% e 30% das substâncias contidas nas folhas recentemente caídas se dissolvem na água fria. O lixiviamento pela água rapidamente remove a maior parte dos sais, açúcares e aminoácidos da serapilheira, tornando-os disponíveis para os micro-organismos do solo e as raízes das plantas; deixados para trás ficam os carboidratos complexos, tais como a celulose, e outros

FIG. 24.5 A decomposição dos detritos das plantas regenera os nutrientes. Os detritos das plantas se acumulando no chão de uma floresta são decompostos pelos organismos do solo, e os nutrientes que contêm são liberados em formas que podem ser assimiladas e usadas pelas plantas. Fotografia de R. E. Ricklefs.

grandes compostos orgânicos, incluindo as proteínas e a lignina. Os grandes detritívoros tipicamente assimilam somente 30% a 45% da energia disponível na serapilheira, e até menos do que isso da madeira. Contudo, aceleram o decaimento porque eles maceram os detritos vegetais em seus tratos digestivos, e as partículas mais finas em seus rejeitos egestados expõem novas superfícies para alimentar os fungos e as bactérias.

As folhas de espécies diferentes de árvores se decompõem em diferentes velocidades, dependendo da composição. Por exemplo, numa floresta do leste do Tennessee, a perda de peso de folhas descartadas durante o primeiro ano após a queda das folhas variou de 64% para a amoreira a 39% para o carvalho, 32% para o bordo-de-açúcar e 21% para a faia. As acículas dos pinheiros e outras coníferas também se decompõem lentamente. Estas diferenças entre as espécies dependem em larga escala do conteúdo de lignina das folhas, que determina sua rigidez. As fibras de lignina são cadeias complexas e longas de moléculas orgânicas. Elas emprestam à madeira muitas de suas qualidades estruturais e resistem à decomposição mais do que a celulose. De fato, somente os assim chamados fungos podridão-branca (*Phanerochaete chrysosporium*) podem decompor as fibras de lignina; estes fungos secretam diversos agentes oxidantes que atacam a estrutura química da lignina. A velocidade (ou *taxa*) de decomposição dos detritos também depende de seu conteúdo de nitrogênio, fósforo e outros nutrientes necessários às bactérias e fungos para seu próprio crescimento. Quanto mais alta a concentração destes nutrientes, mais rápido os micro-organismos podem crescer e mais rápido podem decompor os detritos vegetais.

O papel único dos fungos saprótrofos ("comedores de detritos") na regeneração de nutrientes é decompor alguns tipos de serapilheira resistentes à decomposição por outros organismos. A maioria dos fungos consiste em uma rede de estruturas filamentosas chamadas hifas, que podem penetrar na serapilheira e na madeira onde as bactérias não podem atingir. Os familiares cogumelos e fungos orelha-de-pau são meramente estruturas de frutificação produzidas pelas massas de hifas profundas dentro da serapilheira ou madeira (Fig. 24.6; veja também a Fig. 1.7). Como as bactérias, os fungos secretam enzimas e outras substâncias e absorvem os açúcares e aminoácidos simples liberados pela ação das enzimas sobre a matéria orgânica. Os fungos diferem da maioria das bactérias pelo fato de serem capazes de decompor a celulose (somente umas poucas bactérias, protozoários nos intestinos das térmitas, e caracóis são capazes disso) e, especialmente, a lignina.

As associações micorrizais de fungos e raízes de plantas promovem a assimilação de nutrientes

Alguns tipos de fungos crescem nas superfícies ou dentro das raízes das plantas. Esta associação simbiótica de fungos e raízes é chamada de uma **micorriza** (literalmente, "raiz de fungo"). As micorrizas aumentam a capacidade da planta em extrair nutrientes menos solúveis do solo, como o fósforo, e podem aumentar muito a produção primária, especialmente em solos pobres.

FIG. 24.6 Fungos orelha-de-pau aceleram a decomposição de madeira caída. As estruturas frutificadoras visíveis são produzidas por hifas fúngicas crescendo através do interior do tronco, e lentamente destruindo sua estrutura. Fotografia de R. E. Ricklefs.

Duas formas principais de micorrizas são conhecidas: a **micorriza arbuscular (AM)** e a **ectomicorriza (EcM)**. Os fungos AM penetram nas paredes celulares dos tecidos das raízes e formam vesículas ou estruturas ramificadas em contato íntimo com as membranas das células das raízes. O nome *arbuscular*, significando "como as árvores", se refere às estruturas ramificadas que penetram nas raízes. As AM são formadas somente por fungos na divisão taxonômica Glomeromycota e são tipicamente associadas às raízes de espécies herbáceas, incluindo muitas plantas de agricultura. Os fungos EcM encontram-se normalmente associados às plantas lenhosas. Eles formam uma densa cobertura em volta das partes externas de pequenas raízes e penetram nos espaços entre as células da camada cortical da raiz (Fig. 24.7). A maior parte dos fungos EcM pertencem às divisões Basidiomycota (cogumelos típicos) e Ascomycota (moreias e trufas, por exemplo). Outras formas especializadas de fungos não AM associados às orquídeas penetram nas paredes das células radiculares, mas não formam bainha.

As micorrizas ocorrem em toda parte, mas elas promovem o crescimento vegetal mais fortemente nos solos relativamente deplecionados de nutrientes (Fig. 24.8). As micorrizas aumentam a assimilação de minerais da planta penetrando num volume maior de solo do que as raízes o fariam sozinhas, e aumentando a superfície total disponível para assimilação de nutrientes. Além disso, como os fungos secretam enzimas e ácidos (íons de hidrogênio) no solo circundante, as micorrizas são mais eficientes do que as raízes das plantas sozinhas para extrair certos nutrientes inorgânicos do solo. As micorrizas, especialmente as formas EcM, podem também proteger as raízes das plantas de doenças ao excluir fisicamente patógenos ou produzir antibióticos (toxinas antibacterianas). A principal vantagem desta associação para os fungos parece ser a de que eles ganham uma fonte confiável de carbono orgânico na forma de açúcares simples transportados das folhas para as raízes ou de suas plantas hospedeiras.

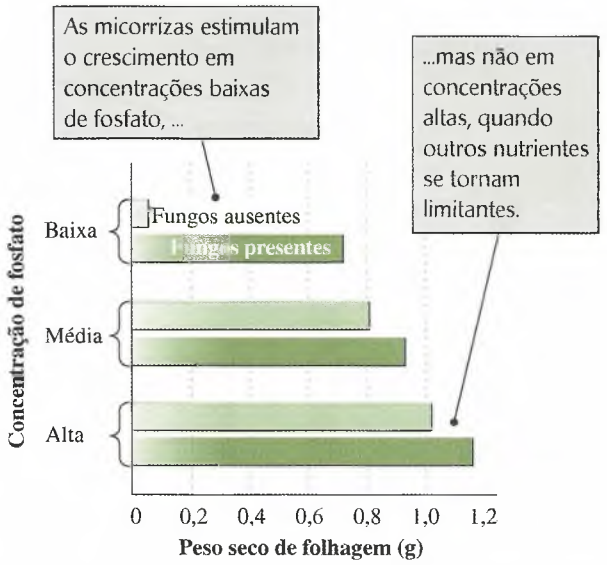


FIG. 24.8 As micorrizas promovem o crescimento da planta mais fortemente em solos pobres. Tanto adicionar diferentes quantidades de fertilizante fosfatado ao solo quanto inocular o solo com o fungo AM *Glomus macrocarpus* influencia o crescimento do tomate (*Lycopersicon esculentum*). Segundo J. L. Harley e S. E. Smith, *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press, London (1983).

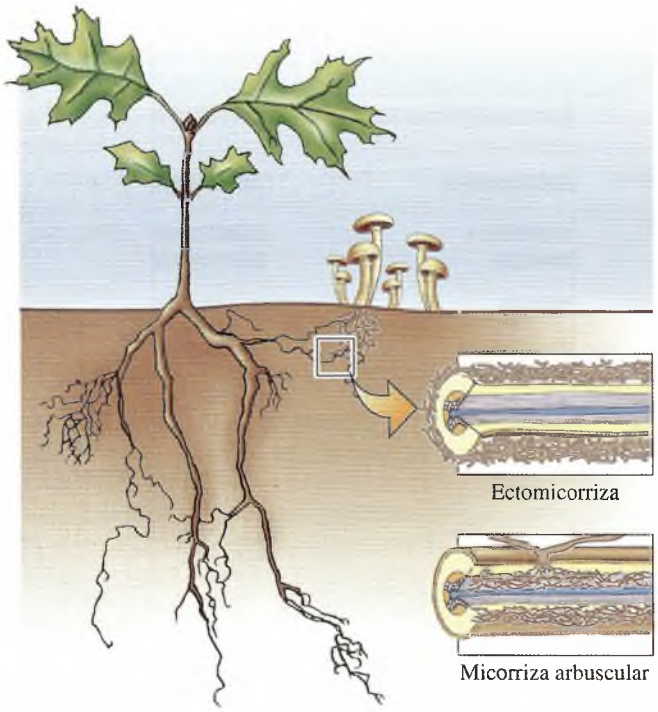


FIG. 24.7 Dois tipos de micorrizas são reconhecidos. Nas ectomicorrizas, o fungo forma um feixe em torno da raiz da planta e penetra nos espaços entre as células superficiais do córtex. Nas micorrizas arbusculares, o fungo penetra nas paredes das células e forma associações íntimas com as membranas das células das raízes.

A regeneração de nutrientes pode seguir muitas vias

Como vimos, os detritos orgânicos são consumidos por muitos tipos de organismos do solo, incluindo os invertebrados, as bactérias, os fungos saprótrofos e os fungos micorrizais. Diversos micro-organismos e plantas competem pelos nutrientes inorgânicos liberados pela decomposição. Em consequência, as vias de circulação de nutrientes podem ser extremamente complexas (Fig. 24.9).

O primeiro passo na decomposição é a quebra dos grandes polímeros orgânicos como os carboidratos estruturais, a lignina, as proteínas e o DNA em suas subunidades monômeras, incluindo aminoácidos e ácidos nucleicos. Como vimos, os micro-organismos secretam enzimas e outras substâncias reativas para executar esta tarefa. Os ecólogos consideram a despolimerização como sendo o passo limitante de velocidade na decomposição dos detritos e, consequentemente, o limitador da produtividade global dos ecossistemas terrestres.

Os micro-organismos podem degradar os monômeros orgânicos produzidos pela despolimerização em formas inorgânicas quando a sua assimilação de nutrientes excede suas necessidades. Quando os micro-organismos incorporam os nutrientes inorgânicos em sua própria estrutura orgânica, aqueles nutrientes são removidos do *pool* disponível no solo — um processo conhecido como **imobilização** — até que os micro-organismos morram

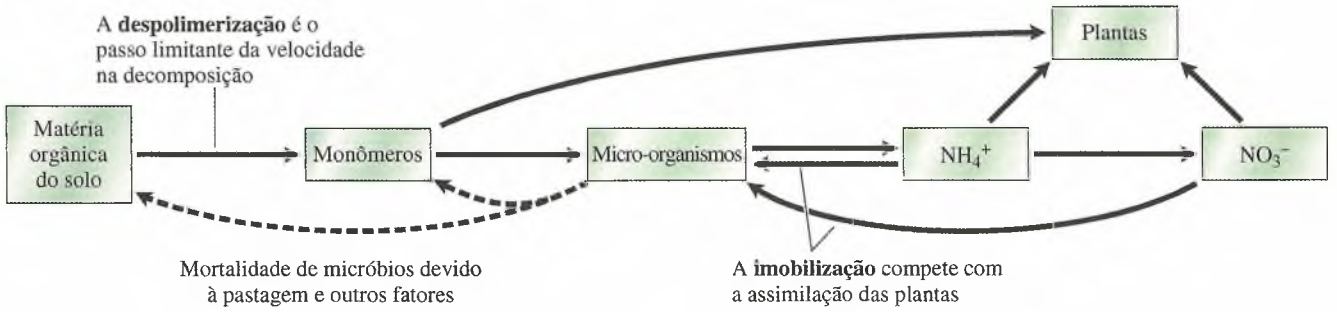


FIG. 24.9 A despolimerização de grandes moléculas orgânicas no solo regula a circulação de nitrogênio. A quebra de proteínas, lignínas, ácidos nucleicos e outras macromoléculas no solo produz pequenos monômeros, como os aminoácidos e ácidos nucleicos, os quais os micro-organismos e as plantas assimilam e metabolizam prontamente. Segundo J. P. Schimel e J. Bennett, *Ecology* 85:591–602 (2004).

e sejam decompostos ou comidos por outros consumidores e digeridos.

As vias de decomposição dos solos mudam dependendo da disponibilidade relativa dos nutrientes inorgânicos. Por exemplo, em um solo pobre em nitrogênio, tanto micro-organismos quanto plantas tendem a usar os aminoácidos como uma fonte de nitrogênio. Como o nitrogênio é um suprimento escasso, os micro-organismos não produzem muito amônio ou nitrato como um subproduto de seu metabolismo. Nos solos com concentrações mais altas de nitrogênio, os micro-organismos produzem mais amônio e nitrato em microlugares com alta disponibilidade de nitrogênio, mas as plantas e os micro-organismos nos microlugares de baixo nitrogênio do entorno competem intensivamente por este recurso. Em níveis até mais altos de disponibilidade de nitrogênio, este cessa de limitar o crescimento, e os micro-organismos metabolizam muito do nitrogênio orgânico em aminoácidos para nitrato, que pode ser assimilado diretamente pelas plantas. Assim, com níveis crescentes de nitrogênio no solo, a

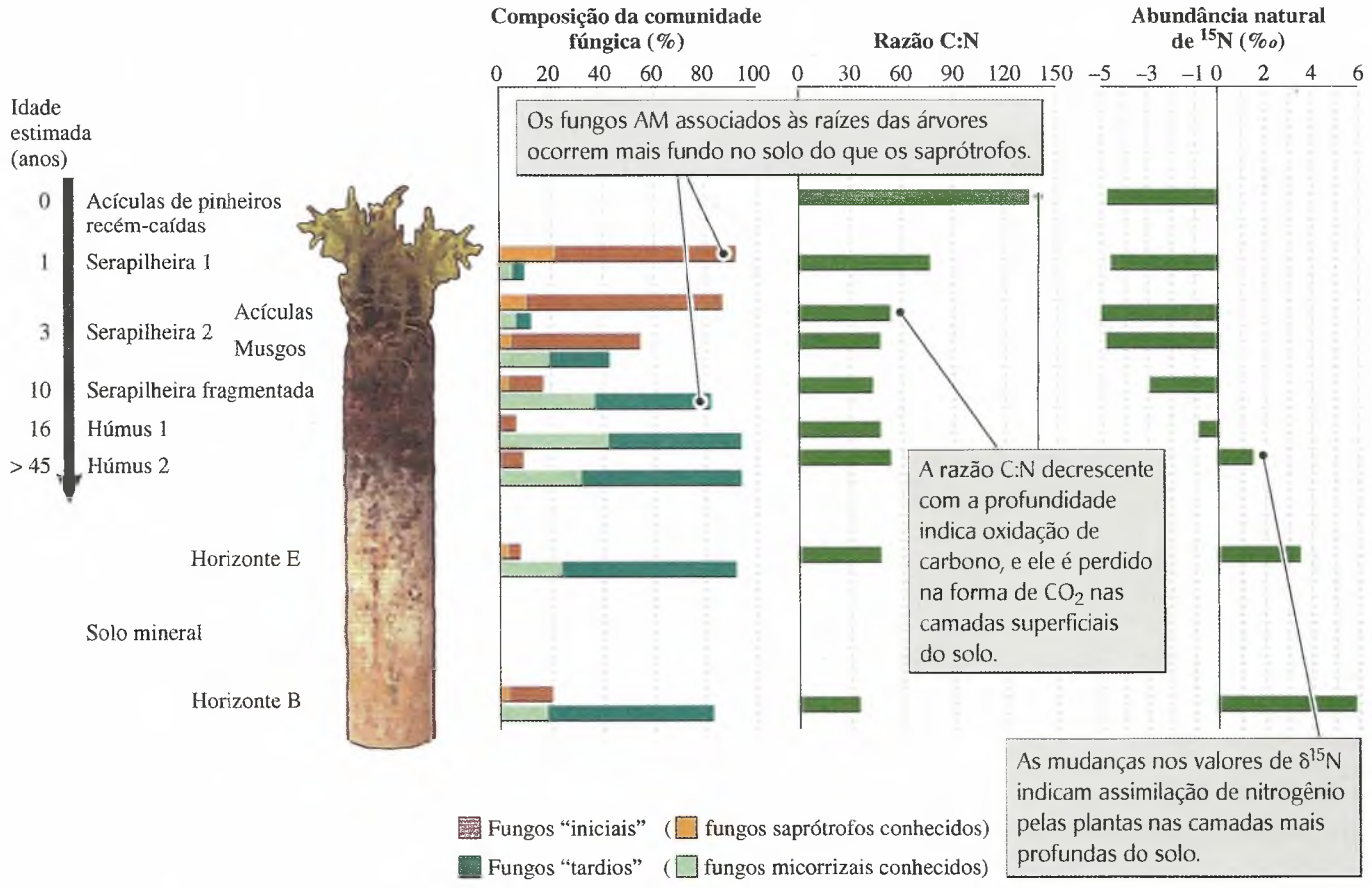


FIG. 24.10 Os compostos nitrogenados são despolimerizados pelos fungos EcM nas camadas mais profundas do solo de uma floresta sueca. O horizonte de solo E (eluviado) é ácido e tem passado por uma podsolização (veja o Capítulo 4). Segundo B. D. Lindahl et al., *New Phytologist* 173:611–620 (2007).

fonte primária de nitrogênio para as plantas muda de aminoácidos e outros pequenos componentes orgânicos para amônio e, por fim, nitrato. Além de mudar o sistema entre as vias de circulação de nutrientes, a adição de nutrientes (fertilização) normalmente aumenta a velocidade (taxa) global de decomposição de matéria orgânica, porque a fertilização sustenta o crescimento de populações de bactérias e fungos.

Os complexos processos de decomposição estão até certo ponto espacialmente separados no solo: as bactérias e os fungos saprótrofos são mais ativos nas camadas superficiais dos detritos orgânicos, e as micorrizas estão concentradas nas camadas minerais mais profundas do solo. Björn Lindahl e seus colegas da Universidade Sueca de Ciências Agriculturais observaram este padrão quando estudavam a decomposição de serapilheira em diferentes profundidades de solo, numa floresta de pinheiro-bravo (*Pinus sylvestris*), no centro da Suécia (Fig. 24.10). O estudo deles mostrou que processos diferentes de decomposição de detritos estão espacialmente separados no solo.

A oxidação de carbonos orgânicos é maior nas camadas superficiais, onde o nitrogênio é liberado e assimilado pelas raízes das plantas mais fundo no solo. A relação entre o carbono e o nitrogênio em acículas de pinheiros recém-caídas excede 150. Esta razão C:N caiu para cerca de 50, contudo, após diversos anos de decomposição pelos fungos saprótrofos, que metabolizaram o carbono orgânico para obter energia. O papel dos fungos EcM na decomposição de compostos com nitrogênio ficou evidente nas concentrações naturais de nitrogênio-15 medido em diferentes profundidades do solo. Como este isótopo mais pesado não é assimilado pelas plantas tão rápido quanto o isótopo mais comum ^{14}N, as acículas dos pinheiros contêm cerca de 5 partes por milhar (0,5%) menos ^{15}N do que o existente na atmosfera. Esta diferença é expressa como o valor de $\delta^{15}N$ de $-5‰$. Nas camadas mais profundas de solo, dominadas pelos fungos AM, o valor de $\delta^{15}N$ aumentou com a profundidade para $+5‰$, à medida que as raízes das plantas preferencialmente assimilam compostos de ^{14}N. Este estudo mostrou que as diferenças nas concentrações dos elementos com a profundidade no solo podem proporcionar um quadro da dinâmica da mobilização de nutrientes e assimilação ao longo do tempo.

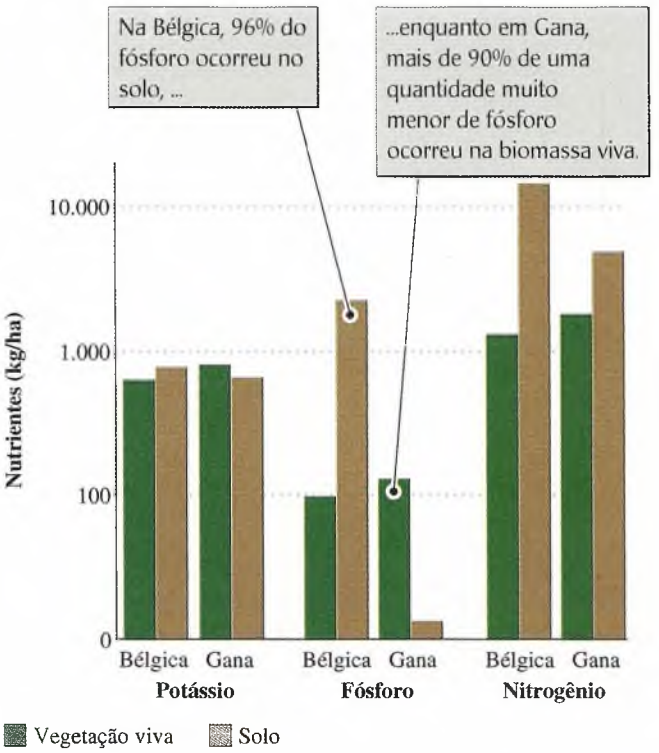


FIG. 24.11 Os ecossistemas de floresta tropical retêm a maior parte de seus nutrientes na vegetação viva. Numa floresta de carvalho-cinza na Bélgica, a maior parte do fósforo e do nitrogênio ocorre no solo como detritos, moléculas orgânicas decompostas ou nutrientes inorgânicos. Numa floresta decídua tropical em Gana, as quantidades de nutrientes na vegetação viva são semelhantes àquelas da Bélgica, mas as razões solo:biomassa são muito mais baixas. Dos dados em P. Duvigneaud e S. Denayerde-Smet, in D. E. Reichle (ed.), *Analysis of Tropical Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York (1970), pp. 199–225; D. J. Greenland e J. M. Kowal, *Plant Soil* 12:154–174 (1960); J. D. Ovington, *Biol. Rev.* 40:295–336 (1965).

O clima afeta as vias e as taxas de regeneração de nutrientes

Os padrões de circulação de nutrientes diferem ao longo dos ecossistemas em parte porque os climas afetam a intemperização, as propriedades do solo e as taxas de decomposição dos detritos pelos micro-organismos. Estas diferenças são evidentes quando comparamos os ecossistemas tropicais e temperados.

Os solos tropicais não retêm nutrientes muito bem porque eles tendem a ser tão profundamente intemperizados que contêm pouca argila (veja o Capítulo 4). Em consequência, a menos que as plantas assimilem nutrientes rapidamente, eles são lavados do solo. Contudo, a despeito de seus solos pobres em nutrientes, as florestas tropicais normalmente apresentam uma produtividade primária extremamente alta. Esta alta produtividade é sustentada por (1) decomposição rápida dos detritos sob condições quentes e úmidas, (2) assimilação rápida de nutrientes pelas plantas e outros organismos das camadas superiores do solo e (3) uma retenção eficiente de nutrientes pelas plantas e seus fungos micorrizais associados.

Estudos comparativos de florestas temperadas e tropicais mostram que, nos trópicos, os detritos se decompõem mais rapidamente e não formam um *pool* de nutrientes substancial. A serapilheira no chão da floresta constitui uma média de 20% da biomassa total da vegetação (incluindo troncos e ramos) e dos detritos nas florestas temperadas aciculadas, 5% nas florestas temperadas de madeiras duras e somente 1%–2% nas florestas tropicais pluviais. Do carbono orgânico total no sistema como um todo, mais de 50% ocorrem no solo e na serapilheira nas florestas do norte, mas menos de 25% nas florestas pluviais tropicais, onde a maior parte está na biomassa viva.

O mesmo padrão se aplica às proporções relativas de outros nutrientes no solo e na vegetação viva. As distribuições de fósforo e nitrogênio entre o solo e a vegetação viva numa floresta temperada e tropical são comparadas na Fig. 24.11. A razão solo:biomassa ("solo para biomassa") de ambos os elementos foi muito mais baixa nos trópicos.

Solos eutróficos e oligotróficos

Ao reconhecer a pobreza geral de nutrientes de muitos solos tropicais, devemos também distinguir entre solos ricos e pobres

em nutrientes nos trópicos. Os solos **eutróficos**, ou "bem nutridos", podem se desenvolver em áreas geologicamente ativas, onde a erosão natural é alta e os solos são relativamente jovens. Com a rocha matriz mais próxima da superfície, a intemperização adiciona nutrientes mais rapidamente, e os solos retêm os nutrientes mais eficientemente. Nas regiões tropicais do Hemisfério Ocidental — os Neotrópicos — tais solos eutróficos ocorrem amplamente nos Andes, na América Central e nas West Indies. Em contrapartida, os solos **oligotróficos**, ou pobres em nutrientes, se desenvolvem em áreas antigas e geologicamente estáveis, particularmente em depósitos aluviais arenosos (como em boa parte da bacia Amazônica), onde uma intemperização intensa em longos períodos remove a argila e reduz a capacidade dos solos em reter nutrientes.

Especialmente em áreas com solos oligotróficos, a retenção de nutrientes pela vegetação é crucial para a alta produtividade nos ecossistemas tropicais. Nestes ambientes, as plantas retêm nutrientes ao manter suas folhas por longos períodos e por delas retirar nutrientes antes que caiam. Elas também desenvolvem densas redes de raízes (e fungos associados) que permanecem próximo à superfície do solo (onde a serapilheira se decompõe) e podem mesmo se estender sobre os troncos de árvores para interceptar nutrientes que descem do dossel da floresta.

FIG. 24.12 Grandes áreas de floresta tropical são derrubadas para agricultura a cada ano. Esta floresta de baixada no Panamá foi cortada e queimada para abrir espaço para plantações. A fertilidade do solo diminuirá dramaticamente nos próximos 2 ou 3 anos. Fotografia de R. E. Ricklefs.

A conversão de *habitats* e nutrientes do solo

O padrão de circulação de nutrientes típico nos ecossistemas tropicais, no qual a maior parte dos nutrientes é encontrada na biomassa viva e os nutrientes são regenerados e assimilados rapidamente, tem implicações importantes para a agricultura e a conservação tropicais.

Em regiões extensas de solos antigos e profundamente intemperizados nos trópicos, o cultivo de vegetais, tais como o milho, em terra desmatada tem consequências adversas previsíveis para a fertilidade do solo (Fig. 24.12). A prática de cortar e queimar árvores libera muitos nutrientes inorgânicos, que podem sustentar 2 ou 3 anos de um cultivo, mas os nutrientes são rapidamente lavados do solo quando nenhuma vegetação natural permanece para assimilá-los. Consequentemente, as concentrações de nutrientes inorgânicos do solo declinam rapidamente. Além disso, à medida que os solos tropicais expostos secam, o movimento para cima da água arrasta óxidos de ferro e de alumínio em direção à superfície, onde formam uma substância parecida com tijolo chamada **laterita**. O escoamento superficial de águas sobre a laterita impenetrável acelera a erosão, deplecionando ainda mais os nutrientes e bloqueando os córregos com sedimentos. A agricultura tradicional de cortar e queimar sobre solos oligotróficos nos trópicos normalmente alterna 2 ou 3 anos de cultivo com 50 a 100 anos de regeneração da floresta para reconstruir a qualidade do solo. Onde as populações humanas são muito densas para possibilitar esta prática, os solos não podem ser renovados naturalmente, e deterioram-se rapidamente sem o suprimento dispendioso e ambientalmente danoso de fertilizantes.

Uma comparação de ecossistemas de floresta desmatada para agricultura no Canadá, Brasil e Venezuela demonstra que solos com abundante matéria orgânica podem manter a fertilidade por mais tempo sob agricultura intensiva. O conteúdo de carbono de solos não perturbados foi de 8,8 quilogramas por metro quadrado (kg/m^2) num sítio de pradaria no Canadá, 3,4 kg/m^2 numa floresta espinhosa do semiárido no Brasil e 5,1 kg/m^2 sob uma floresta pluvial na Venezuela. Após 65 anos de cultivo, o conteúdo de carbono do solo canadense tinha sido reduzido de 51%, que é equivalente ao declínio numa taxa exponencial de cerca de 1% por ano. Em marcante contraste, o conteúdo de carbono do solo brasileiro tinha diminuído de 40% após 6 anos de cultivo (9% por ano), e o da Venezuela, de 29% após 3 anos de cultivo (11% por ano). Estes resultados sugerem que os solos temperados cultivados retêm matéria orgânica dez vezes mais tempo do que os tropicais, e portanto proporcionam um estoque mais persistente de nutrientes inorgânicos que podem ser liberados lentamente pela decomposição.

Obviamente, a vegetação é crítica para o desenvolvimento e a manutenção da fertilidade do solo em muitos ecossistemas tropicais. Mesmo em zonas temperadas, os solos não retêm nutrientes quando a vegetação é removida (Fig. 24.13). Em um

FIG. 24.13 Os experimentos de cortar a mata têm demonstrado o papel da vegetação na retenção de nutrientes. Esta bacia desmatada no Laboratório Hidrológico de Coweeta, Carolina do Norte, foi empregada em estudos de evapotranspiração e escoamento em ecossistemas de florestas. Cortesia do USDA Forest Service.

estudo, uma pequena bacia na Floresta Experimental de Hubbard Brook foi desmatada, e seu fluxo de nutrientes comparado com o de sistemas de floresta não perturbada. O desmatamento aumentou em diversas vezes o fluxo dos córregos, porque não havia árvores presentes para assimilar a água. As perdas de nutrientes, particularmente de cálcio, levados embora pelas correntes, foram 3–20 vezes maiores do que as perdas em sistemas equivalentes não perturbados.

O balanço de nitrogênio da bacia desmatada de Hubbard Brook apresentou a variação mais notável. As plantas assimilam o nitrogênio disponível do solo tão rapidamente que a floresta não perturbada ganhou nitrogênio numa taxa de 1–3 kg/ha por ano da precipitação e da fixação de nitrogênio. Por outro lado, a bacia desmatada teve uma perda líquida de nitrogênio de 54 kg/ha por ano — tanto quanto a vegetação em florestas não perturbadas pode assimilar em um ano e muitas vezes a entrada pela precipitação (7 kg/ha por ano). Como na bacia não perturbada, o nitrogênio orgânico foi convertido em nitrato pelos micro-organismos do solo. Na bacia desmatada, contudo, as árvores não estavam presentes para assimilar o nitrato. Dessa forma, como os íons de nitrato não se ligam muito bem às partículas de argila e húmus, eles foram perdidos do solo.

ECÓLOGOS EM CAMPO **O aquecimento global vai acelerar a decomposição de matéria orgânica nos solos das florestas boreais?** Temperaturas mais altas aceleram a regeneração de nutrientes nos solos. Num extremo, a serapilheira decompõe-se rapidamente nas regiões tropicais, e os nutrientes liberados são assimilados pelas plantas ou deixam o ecossistema de floresta pelo solo e pelas águas superficiais. No extremo oposto, a decomposição é tão lenta nas florestas boreais e na tundra que camadas espessas de matéria orgânica se acumulam no solo. A decomposição é lenta em parte porque os solos estão congelados na maior parte do ano; abaixo de uma certa profundidade, os solos podem ficar permanentemente congelados. De acordo com uma estimativa, os solos permanente e sazonalmente congelados das florestas boreais em todo o mundo retêm cerca de 200–500 gigatoneladas de carbono, que representam quase 80% da quantidade de carbono na atmosfera. Se as temperaturas dos solos boreais começarem a aumentar por causa do aquecimento global, os micro-organismos do solo e os animais poderiam metabolizar uma fração substancial deste carbono do solo, que retornaria para a atmosfera como CO_2 (dióxido de carbono) respirado. Os ecólogos estão preocupados com esta possibilidade, e diversos estudos têm buscado compreender como a decomposição da matéria orgânica nos solos boreais responde à temperatura.

Como se mede a respiração de uma floresta? O ecólogo Michael L. Goulden, da Universidade da Califórnia em Irvine, levou sua equipe de pesquisadores para uma floresta de abeto próximo a Thompson em Manitoba, Canadá, numa tentativa de responder a esta questão. O ecossistema de floresta de abeto tem três grandes componentes: solo; vegetação acima do solo, a maior parte árvores abeto e musgo (Fig. 24.14); e a atmosfera acima da floresta com a qual ela troca CO_2 e oxigênio. Os pesquisadores determinam as concentrações de CO_2 nas amostras de ar medindo a absorção de um comprimento de onda específico de luz infravermelha pelo gás. O CO_2 deixando o solo foi capturado em recipientes na superfície do solo. O CO_2 movendo-se entre a floresta e a atmosfera foi estimado pela medida das concentrações no ar numa determinada altura (29 metros, no caso) e a taxa de movimento vertical de ar em muitos locais (método de covariância de fluxo de vórtice). Quando estes valores foram mediados sobre as correntes de ar subindo e descendo por longos períodos, eles proporcionaram uma medida do movimento líquido de CO_2 para dentro ou para fora da floresta como um todo.

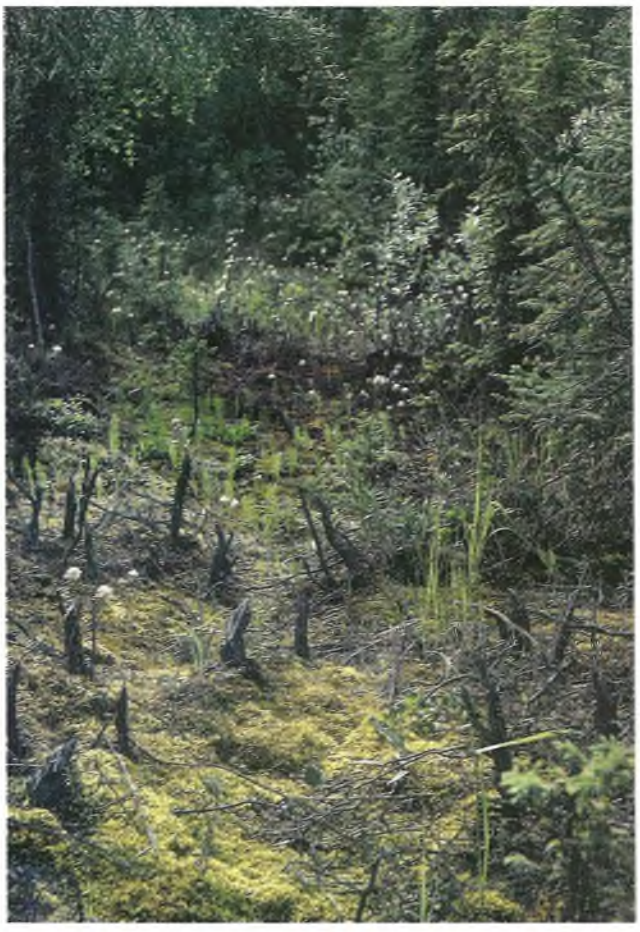


FIG. 24.14 A matéria orgânica é abundante e se decompõe lentamente nas florestas boreais. O chão desta floresta boreal próximo a Fairbanks, Alasca, tem uma camada espessa de musgo no solo. Fotografia de R. E. Ricklefs.

As temperaturas do ar na floresta eram altamente sazonais, com médias mínimas entre −10°C e −25°C nos meses de inverno e entre 15°C e 25°C no verão. A variação sazonal na temperatura do solo foi muito menor. Ela foi máxima na superfície do solo e diminuiu com a profundidade, mas seguiu a tendência sazonal da temperatura do ar com um retardo de 1 a 2 meses. Os solos derreteram no fim da primavera e permaneceram descongelados até o fim do ano. Para a floresta como um todo, a assimilação líquida de CO_2 começou no início de maio e atingiu o pico de 10–15 kg de C por hectare por dia em junho e no início de julho, quando a temperatura do ar atingiu seu máximo (Fig. 24.15). A assimilação líquida caiu a quase zero por volta de agosto e setembro, à medida que as crescentes temperaturas do solo estimularam sua respiração. Após o fim de setembro, a floresta perdeu carbono, em 6–8 kg/ha por dia em outubro e 2–3 kg/ha por dia de dezembro até abril. Em resumo, o fluxo de carbono anual líquido no período de estudo de 4 anos variou de uma perda de 0,7 t (toneladas métricas) por ha até um ganho de 0,1 t/ha.

Estes números devem ser comparados com a produção primária anual da floresta de 8,0 t/ha por ano e seu conteúdo de car-

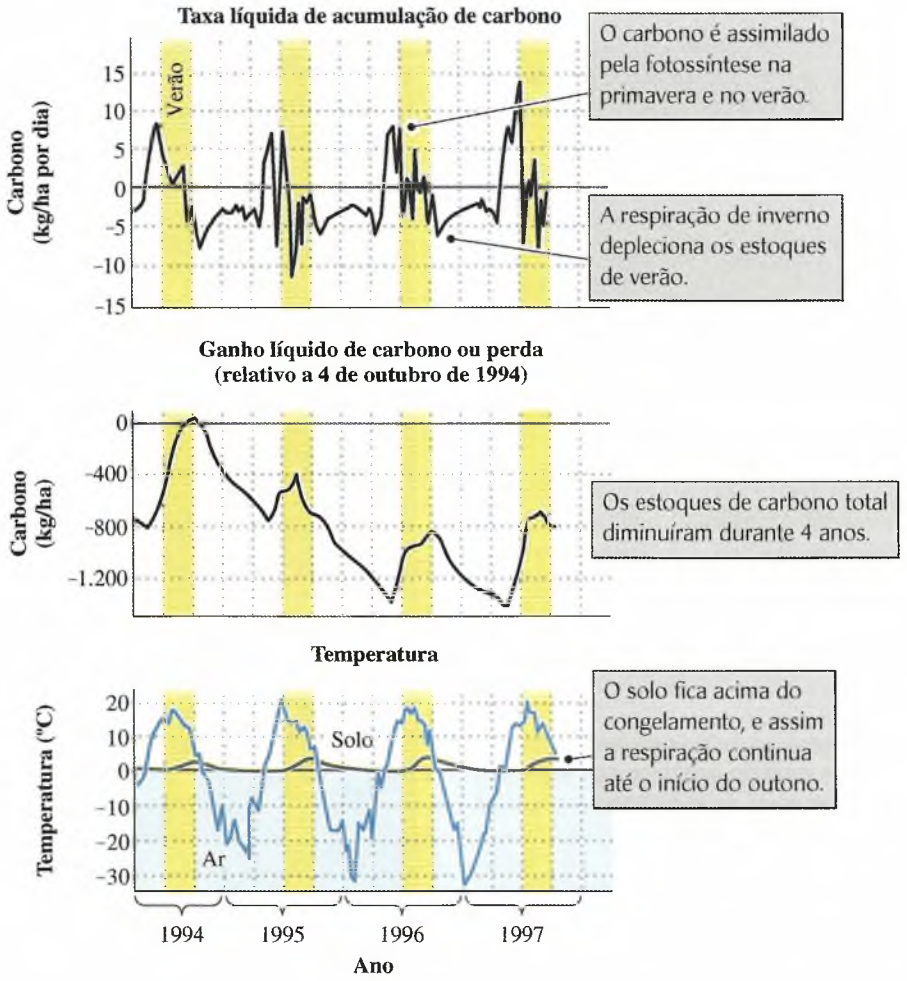


FIG. 24.15 O fluxo de carbono numa floresta boreal é sensível à temperatura. Uma floresta de abeto em Manitoba, Canadá, assimila o carbono durante os meses quentes de verão quando a fotossíntese está ocorrendo, mas perde mais carbono durante o resto do ano à medida que a respiração continua no solo, cuja temperatura permanece acima do congelamento até o fim do verão e o início do outono. Segundo M. L. Goulden, S. C. Wofsy, J. W. Harden, et al., *Science* 279:214–217 (1998).

bono total de 95 t na biomassa morta e viva acima do solo e de 200 t no solo. Assim, as perdas observadas eram uma pequena parte do carbono total no sistema. Contudo, a respiração do solo foi claramente sensível ao seu derretimento, e mesmo um pequeno aumento na profundidade do derretimento significativamente aumentou a liberação de CO_2 para a atmosfera. O quanto de derretimento de solos congelados nas altas latitudes será necessário para acelerar o aquecimento global é incerto neste ponto. O que o estudo de Goulden mostra, contudo, é que muitos ecossistemas não estão em equilíbrio, e que podemos esperar grandes reajustes nos tamanhos dos *pools* de elementos em vários compartimentos da atmosfera à medida que as condições globais mudam.

Nos ecossistemas aquáticos os nutrientes são regenerados lentamente nas águas profundas e nos sedimentos

Como a maior parte do ciclo dos elementos acontece em meios aquosos, os processos químicos e bioquímicos envolvidos não diferem notavelmente entre os ecossistemas terrestres e aquáticos. O que é distinto na maioria dos rios, lagos e oceanos é que a matéria orgânica desce até o fundo e se acumula nessas camadas profundas de água e depósitos sedimentares bentônicos, dos quais os nutrientes são regenerados e retornados para a zona de produtividade de forma relativamente lenta.

Os sedimentos nos sistemas aquáticos se assemelham aos solos terrestres superficialmente, mas os papéis dos solos e os dos sedimentos no ciclo de nutrição diferem de duas formas importantes. Primeiro, a regeneração de nutrientes dos detritos terrestres acontece próximo às raízes das plantas, onde eles são assimilados. Em contrapartida, as plantas aquáticas e as algas assimilam nutrientes na zona superior de luz solar (fótica) da coluna de água, normalmente longe dos sedimentos onde os nutrientes são regenerados. Segundo, a decomposição de nitritos terrestres ocorre, em sua maior parte, aerobicamente, e assim relativamente rápido. Por outro lado, os sedimentos aquáticos normalmente tornam-se deplecionados de oxigênio. A falta de oxigênio retarda grandemente a maior parte das transformações bioquímicas e muda a forma pela qual alguns nutrientes são regenerados.

Os sistemas aquáticos são capazes de manter uma alta produtividade somente quando os sedimentos do fundo não estão muito longe da zona fótica acima, ou algum meio existe de trazer os

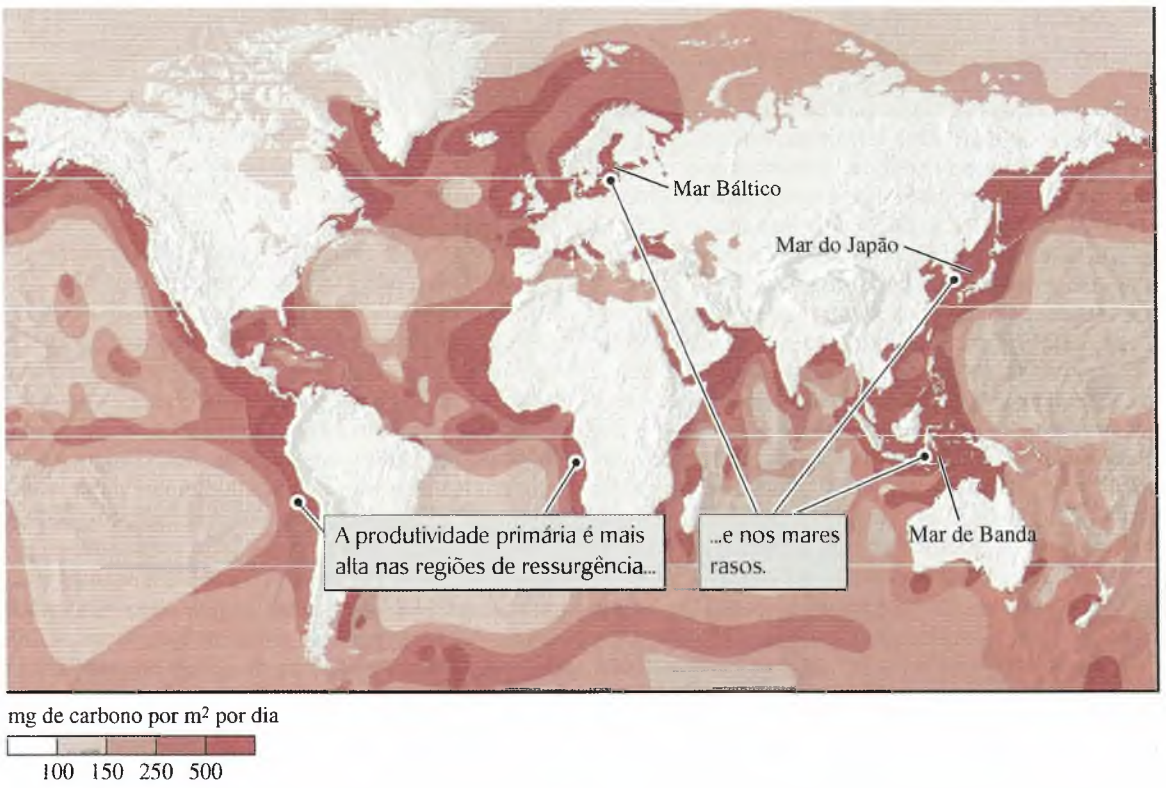


FIG. 24.16 A produtividade primária nos ecossistemas aquáticos é a mais alta onde os nutrientes regenerados nos sedimentos podem atingir a zona fótica. O mapa mostra a produtividade primária nos oceanos do mundo em miligramas de carbono fixados por metro quadrado por dia. Segundo R. K. Barnes and K. H. Mann, *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell, Oxford (1980).

nutrientes regenerados naqueles sedimentos de volta para a zona fótica. O mapa da produtividade primária nos oceanos (Fig. 24.16) revela os locais de áreas altamente produtivas. A produtividade primária é mais alta em áreas de mares rasos, tanto nos trópicos (por exemplo, os mares de coral e as águas circundando a Indonésia) quanto nas altas latitudes (Mar Báltico, Mar do Japão). É também alta em áreas com fortes correntes de ressurgência, como as costas ocidentais na África e das Américas.

A excreção e a decomposição microbiana regeneram alguns nutrientes na zona fótica, onde a assimilação e a produção de nutrientes acontece, da mesma forma como fazem nos solos terrestres. Os nutrientes às vezes circulam rapidamente dentro das camadas superficiais produtivas da coluna de água com pouca perda para a sedimentação. Este ciclo depende do estabelecimento de condições de estado estacionário, tal que o crescimento das populações de fitoplâncton mantém-se com a pastagem pelos herbívoros; ele também depende da estequiometria própria dos nutrientes necessários. Um estudo conduzido em águas profundas ao largo da costa ocidental da América do Norte mostrou exatamente um equilíbrio desse tipo. O fitoplâncton assimilou nitrogênio tão rapidamente quanto o zooplâncton o excretava. Cerca de metade do nitrogênio presente foi assimilada diretamente como amônio, e cerca de metade foi primeiro nitrificada ($NH_4^+ \rightarrow NO_3^-$) por bactérias e então assimilada pelo fitoplâncton.

A sedimentação de nutrientes é uma característica proeminente da maioria dos sistemas aquáticos. O balanço de nitrogênio para a baía de Quinte, no Lago Ontário, ilustra este ponto. Os limnologistas canadenses C. F.-H. Liao e D. R. S. Lean conduziram estudos nas colunas de água isoladas em "limnocurrais", recipientes fechados formados por coberturas de plástico suspensas por boias na superfície e enterradas no sedimento no fundo (neste caso, 4 metros abaixo da superfície). Tais recipientes tornaram possível estudar os fluxos de nutrientes ao adicionar compostos marcados com isótopos estáveis. Os limnocurrais tinham seções transversais grandes o bastante para que a água na superfície e imediatamente acima dos nutrientes no fundo pudesse se misturar em paralelo com a do lago como um todo.

As medidas do ciclo de nitrogênio no fim da primavera (5 de junho) revelaram uma assimilação pelo fitoplâncton numa taxa de 18,5 microgramas por litro por dia (μg/l por dia), perda para a pastagem pelos herbívoros numa taxa de 9,7 μg/l por dia e sedimentação de material orgânico particulado para fora das águas de superfície numa taxa de 2,6 μg/l por dia. No fim do verão[1] (5 de setembro), a taxa de assimilação tinha aumentado para 129 μg/l por dia, a perda para pastagem para 27 μg/l por dia e a sedimentação para 63 μg/l por dia. Durante ambos os períodos, a assimilação de nitrogênio pelo fitoplâncton excedeu as perdas para a pastagem do zooplâncton e para a sedimentação. Assim, as concentrações totais de nitrogênio na superfície da água foram crescentes, o que é geralmente o caso durante a estação de crescimento do verão. Sem a mistura vertical e o retorno de sedimentos regenerados à superfície, contudo, a sedimentação teria rapidamente removido a maior parte do nitrogênio da água. A perda do nitrogênio na matéria particulada que afunda foi de 14% tanto quanto a assimilação em junho e 28% tanto quanto em setembro.

[1]Hemisfério Norte.

A estratificação retarda a circulação dos nutrientes nos ecossistemas aquáticos

A mistura vertical das águas exige uma entrada de energia para acelerar as massas de água e mantê-las em movimento. Os ventos suprem a maior parte desta energia, causando uma mistura turbulenta das águas rasas e correntes de ressurgência ao longo das costas marinhas, embora variações na densidade da água relacionadas com a temperatura e a salinidade estabeleçam correntes verticais em outros ecossistemas marinhos.

A mistura vertical de água pode ser retardada quando a luz do Sol aquece as águas superficiais, estabelecendo uma *termoclina* (veja o Capítulo 4), ou quando a água doce flutua sobre a água salgada mais densa. Este último fenômeno acontece nos estuários, nas bordas de calotas derretendo e nas regiões de extrema precipitação. Diversos processos podem promover uma mistura vertical. Nos sistemas marinhos, quando a evaporação excede a entrada de água doce, as camadas superficiais de água tornam-se mais salinas, e assim afundam, e literalmente caem através da água menos densa abaixo delas. As camadas superficiais também se tornam mais densas e afundam quando se forma gelo e o sal é excluído da água cristalizada. Os lagos temperados sofrem a troca da primavera e do outono quando a temperatura sazonal muda e faz suas águas superficiais mais densas do que as camadas abaixo (veja o Capítulo 4).

A mistura vertical de água afeta a produção de duas formas opostas. Por um lado, a mistura pode trazer água rica em nutrientes das profundezas para a zona fótica e portanto promover a produção. Por outro lado, a mistura pode carregar o fitoplâncton para muito abaixo da zona fótica, onde ele não consegue se sustentar, muito menos se reproduzir. Sob tais condições, a produção primária pode se desligar por completo, resultando na aparente contradição de águas ricas em nutrientes sem produção primária.

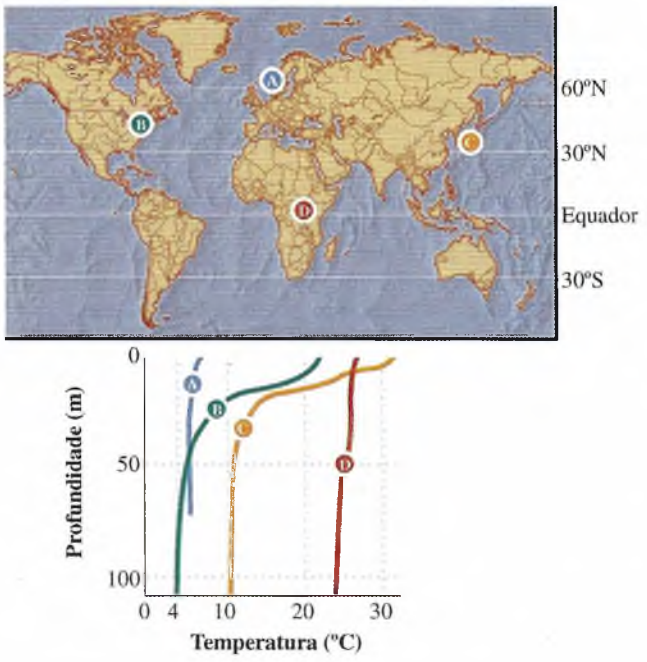


FIG. 24.17 Lagos nas latitudes baixas e altas sofrem pouca estratificação térmica. Os perfis de temperatura são mostrados para quatro lagos em diferentes latitudes no alto verão. Segundo G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Wiley, New York (1957).

Uma situação mais típica nos lagos e poças temperadas é aquela na qual a estratificação térmica durante o verão impede a mistura vertical e, à medida que a sedimentação remove nutrientes das camadas superficiais, a produção decresce. Os nutrientes podem ser regenerados nas camadas mais profundas dos lagos, mas não podem atingir a superfície até que a estratificação se desfaça e a mistura vertical se estabeleça com as temperaturas frias do outono.

A estratificação térmica se desenvolve somente de forma fraca, se é que o faz, em lagos em latitudes altas e baixas (Fig. 24.17). Nas regiões polares e boreais, muito pouco calor entra no lago para estabelecer uma termoclina. Assim, a coluna de água tende a se aquecer uniformemente, até o ponto em que ela se aquece toda. Nos trópicos, o sol e as constantes temperaturas altas do ar aquecem a água até partes mais profundas de um lago. Contudo, mesmo nos lagos tropicais, pequenos aumentos de temperatura causados pela luz do Sol nas camadas superiores da coluna de água podem causar uma estratificação significativa.

Nos sistemas marinhos, as correntes produzem condições mais complexas. Por exemplo, a mistura de duas massas de água muito diferentes, uma estratificada e outra não, pode criar excelentes condições para o crescimento do fitoplâncton. Às vezes, na fronteira de um sistema de água rasa com um de água profunda, as massas de águas misturadas (profunda) e estratificada (rasa) se encontram. No lago misturado, os nutrientes podem ser abundantes, mas o fitoplâncton pode ter sido carregado para baixo da zona fótica. No lago estratificado, as águas superficiais podem ter sido deplecionadas de nutrientes. Onde os dois sistemas de encontram, parte da água misturada carregada de nutrientes pode entrar na massa de água estratificada e estimular a produção (Fig. 24.18).

A depleção do oxigênio facilita a regeneração de nutrientes em águas profundas

Durante períodos prolongados de estratificação em lagos de água doce, a respiração bacteriana dos sedimentos de fundo ricos em carbono tende a deplecionar o suprimento de oxigênio no hipolímnio (a camada fracamente iluminada e fria de água abaixo da termoclina). Quando as águas do fundo tornam-se anóxicas, as bactérias podem continuar a respirar usando o sulfato como um oxidante (veja o Capítulo 23). Este processo resulta em concentrações crescentes de enxofre reduzido, principalmente na forma de sulfeto e hidrogênio.

No ambiente deplecionado de oxigênio dos sedimentos do fundo e das águas imediatamente sobre eles, as bactérias têm oxigênio insuficiente para nitrificar (oxidar) o amônio (veja o Capítulo 23). Além disso, os elementos como o ferro e o magnésio mudam de formas oxidadas para reduzidas, o que aumenta a sua solubilidade. Em particular, à medida que o ferro férrico (Fe^{3+}) é reduzido para ferro ferroso (Fe^{2+}), complexos insolúveis de ferro–fosfato tornam-se solúveis, e ambos os elementos tendem a se mover para dentro da coluna de água. Assim, os nutrientes se acumulam sob estas condições redutoras.

A química da água do hipolímnio de um lago inglês, o Esthwaite Water, durante o curso de uma única estação mostra os efeitos das condições anaeróbicas à medida que elas se desenvolvem durante o verão (Fig. 24.19). Após a mistura vertical parar em junho, o oxigênio no hipolímnio diminui gradualmente, enquanto o dióxido de carbono dissolvido aumenta. A água torna-se

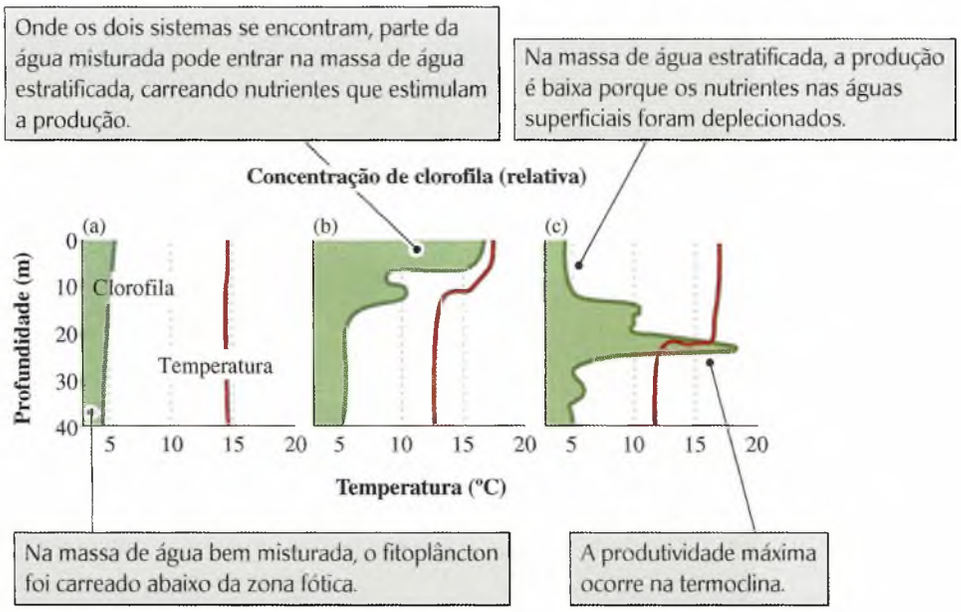


FIG. 24.18 O encontro das massas de água nos ecossistemas marinhos pode afetar a produtividade. As concentrações de clorofila e as temperaturas são mostradas em função da profundidade de água para três locais no oeste do Canal Inglês em julho de 1975. As concentrações de clorofila proporcionam um índice para a biomassa de fitoplâncton e assim para a taxa de produção primária. (a) Uma massa de água é misturada de um sistema de água profunda. (b) Uma "frente" na região de mistura entre massas de água a e c. (c) Uma massa de água estratificada de um sistema de água rasa. A produtividade é maior na termoclina por causa da presença de nutrientes regenerados na água abaixo deste nível. Segundo R. K. Barnes e K. H. Mann, *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell, Oxford (1980).

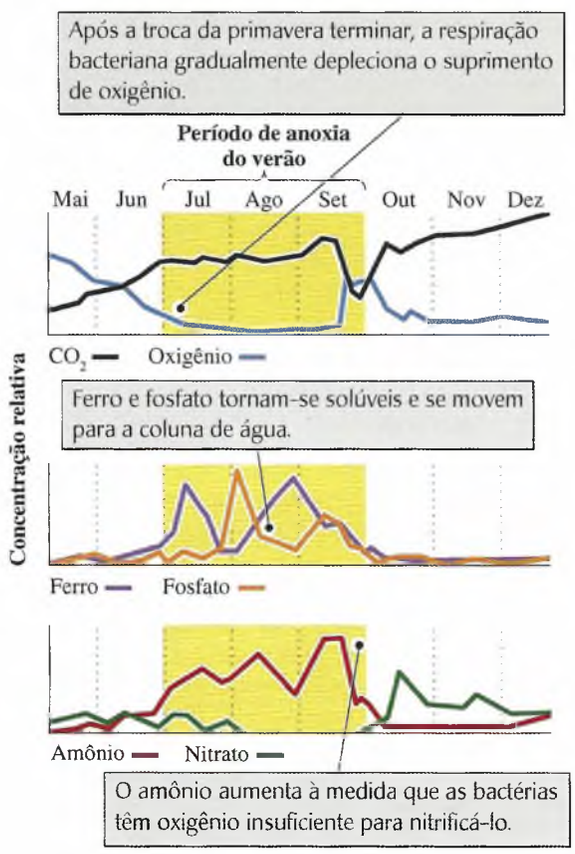


FIG. 24.19 A depleção de oxigênio no hipolímnio muda a química da água. As concentrações de oxigênio, dióxido de carbono e nutrientes inorgânicos no hipolímnio de Esthwaite Water, Inglaterra, mudam com as estações. Segundo G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Wiley, New York (1957).

deplecionada de oxigênio pelo início de julho e permanece assim até a troca do outono no fim de setembro. Durante o período de depleção de oxigênio, os níveis de ferro ferroso, fosfato e amônio (as formas reduzidas de ferro, fósforo e nitrogênio, respectivamente) aumentam dramaticamente nos sedimentos do fundo. Na fronteira sedimento–água, estes minerais tornam-se solúveis e entram na coluna de água. O retorno das condições oxidantes no outono reverte a química da água do fundo, inicialmente porque ela é substituída por água de superfície, mas em última instância porque diversos elementos são oxidados na presença de oxigênio. As formas oxidadas destes elementos produzem compostos insolúveis, que precipitam para fora da coluna de água. O nitrogênio é uma notável exceção: em águas bem oxigenadas, bactérias nitrificadoras convertem amônio em nitrato, que geralmente permanece na solução.

A entrada de nutrientes controla a produção na água doce e nos ecossistemas marinhos de água rasa

Os lagos naturais apresentam um amplo intervalo de produtividade, dependendo das entradas externas de nutrientes da chuva e das águas correntes e da regeneração interna de nutrientes no lago. Em lagos rasos sem um hipolímnio, os nutrientes são supridos continuamente através da ressuspensão dos sedimentos de fundo. Em lagos um tanto mais profundos, nos quais a estratificação é fraca, os fortes ventos ocasionais ou períodos incomuns de frio no verão podem iniciar uma mistura vertical. Tal mistura traz de volta nutrientes regenerados para a superfície, que estimulam a produção. Em lagos muito profundos, as águas do fundo raramente se misturam com as da superfície, e a produção depende quase inteiramente de fontes de nutrientes externas. Os ecólogos aquáticos classificam os lagos num *continuum* variando de

FIG. 24.20 O fósforo é crítico para a produtividade dos lagos de água doce. Um experimento num lago natural no Escudo Canadense demonstrou o papel crucial do fósforo na eutroficação. A bacia próxima, fertilizada com carbono (como sucrose) e nitrogênio (como nitrato), não apresentou nenhuma mudança na produção orgânica. A baía mais distante, separada da primeira por uma cortina de plástico, foi fertilizada com fósforo além do carbono e do nitrogênio, e foi coberta com uma explosão de cianobactérias fotossintéticas em 2 meses. Cortesia de D. W. Schindler, *Science*, 184:897–899 (1974).

oligotrófico (pobremente nutrido) até eutrófico (bem nutrido), dependendo de seu *status* e de nutrientes e produtividade.

O fósforo é o elemento mais importante na determinação da fertilidade da maioria dos lagos, e baixos níveis de fósforo limitam a produção nestes sistemas. Ele é normalmente escasso em águas superficiais bem oxigenadas. Em pequenos lagos no Escudo Canadense, a produtividade aumentou dramaticamente em resposta a uma adição experimental de fósforo, mas não a de nitrogênio ou de carbono (Fig. 24.20). Lagos naturalmente eutróficos têm padrões sazonais característicos de produção e circulação de fósforo que mantêm o sistema num estado estável dinâmico bem nutrido.

O esgoto e a drenagem de terras cultivadas fertilizadas podem alterar fortemente o ciclo de nutrientes naturais em lagos ao sobrecarregá-los com nutrientes inorgânicos e material orgânico durante as épocas do ano em que os processos do ecossistema natural não podem metabolizar estas entradas. A produção primária pode explodir em resposta às entradas de nutrientes inorgânicos. Uma produção primária aumentada não é ruim em si mesma; de fato, muitos lagos e poças são fertilizados artificialmente para aumentar a produção comercial de peixes. Mas a sobreprodução de matéria orgânica num lago ou rio (**eutroficação**) pode levar a um desequilíbrio quando os decompositores desta matéria orgânica em excesso consomem o oxigênio mais rápido do que ele pode ser regenerado pela fotossíntese. A decomposição oxidativa de detritos orgânicos, normalmente aumentada por esgoto bruto liberado em rios e em lagos, cria uma condição de severa depleção de oxigênio. O problema é amplificado no inverno, quando as taxas de fotossíntese são baixas e pouco oxigênio é regenerado na coluna de água. Em suas piores manifestações, este tipo de poluição pode deplecionar o oxigênio em toda a coluna até a superfície, sufocando os peixes e outros organismos aeróbicos obrigatórios.

Estuários e alagados salgados

Os ecossistemas marinhos de água rasa estão entre os mais produtivos da Terra. Entre estes ecossistemas estão os estuários, que são regiões costeiras semifechadas nas desembocaduras dos rios,

FIG. 24.21 Os alagados salgados são ecossistemas altamente produtivos. Os alagados salgados são uma característica comum de baías protegidas ao longo de costas mais temperadas. Fotografia de R. E. Ricklefs.

e os alagados salgados, que são áreas com vegetação emergente (plantas enraizadas abaixo da linha de água) crescendo entre os níveis altos e baixos das marés (Fig. 24.21). A alta produtividade destes ecossistemas resulta de seu pleno suprimento de nutrientes, trazidos pelos rios e pelo fluxo das marés, e também rapidamente regenerados no sistema.

Os efeitos da alta produção nos estuários e alagados salgados se estendem para os ecossistemas marinhos circundantes através de sua exportação líquida de matéria orgânica e nutrientes inorgânicos. Descobriu-se que o alagado salgado da Geórgia, por exemplo, exporta quase 10% de sua produção primária bruta e quase metade de sua produção primária líquida para os sistemas marinhos na forma de organismos, detritos de particulados e moléculas orgânicas dissolvidas carregadas pelas marés (Fig. 24.22). Por causa de sua alta produtividade e dos esconderijos que oferecem para os organismos das presas, os alagados salgados e os estuários são importantes áreas de alimentação para as larvas em estágios imaturos de muitos in-

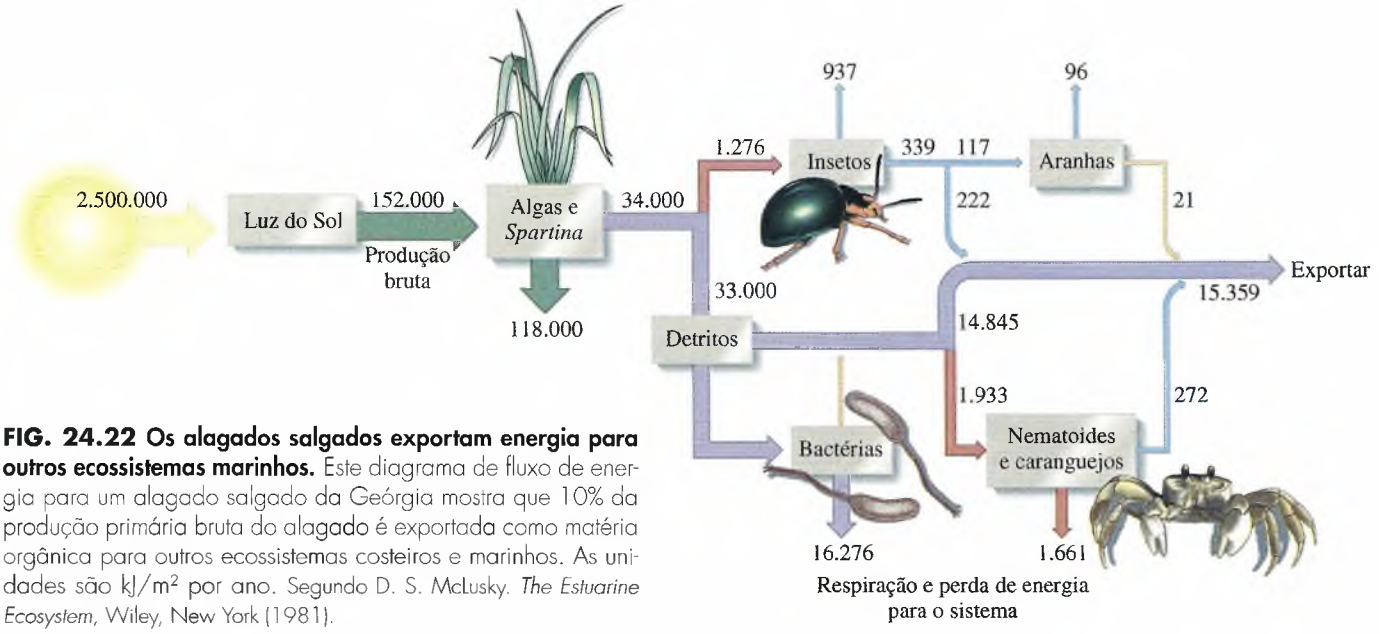


FIG. 24.22 Os alagados salgados exportam energia para outros ecossistemas marinhos. Este diagrama de fluxo de energia para um alagado salgado da Geórgia mostra que 10% da produção primária bruta do alagado é exportada como matéria orgânica para outros ecossistemas costeiros e marinhos. As unidades são kJ/m² por ano. Segundo D. S. McLusky. *The Estuarine Ecosystem*, Wiley, New York (1981).

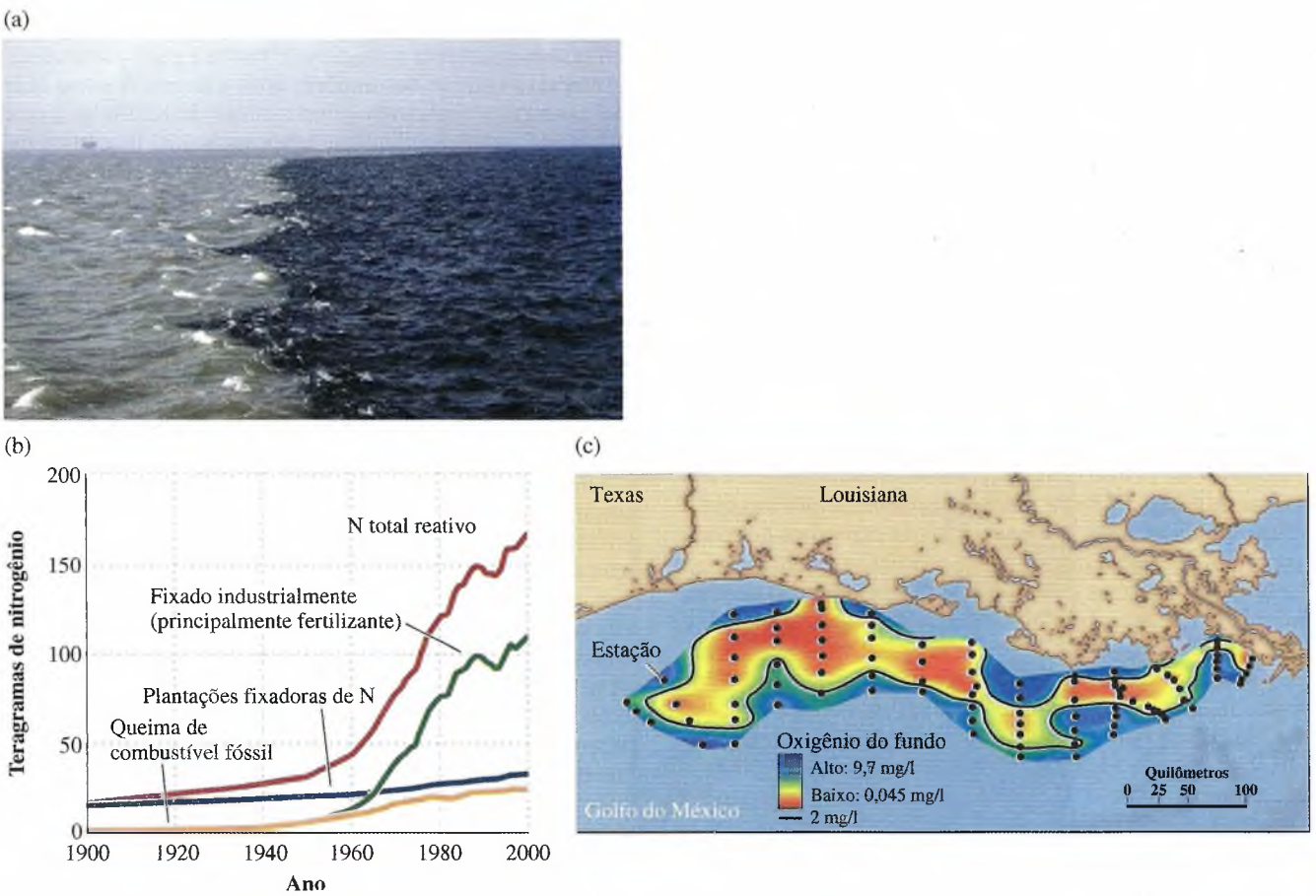


FIG. 24.23 Altas concentrações de nutrientes podem criar "zonas mortas" hipóxicas. (a) A água doce carregada de nutrientes do Rio Mississípi flutua sobre a água salgada do Golfo do México. (b) A quantidade de nitrogênio das várias fontes de alimentação do Golfo tem aumentado dramaticamente desde 1960. A drenagem das áreas de plantações carreia o nitrogênio de fertilizantes artificiais e de culturas fixadoras de nitrogênio, particularmente a soja, para dentro dos rios. A drenagem também carreia óxidos de nitrogênio da queima de combustíveis fósseis lavados da atmosfera pela precipitação. (c) Grandes áreas do Golfo próximo à costa da Louisiana têm águas de fundo hipóxicas (com concentrações de oxigênio < 2 mg/l). Fotografia (a) de Nancy Rabalais, Louisiana Universities Marine Consortium; (b) segundo D. F. Boesch, *Estuaries* 25:886–900 (2002).

vertebrados e peixes, que mais tarde completam seu ciclo de vida no oceano.

Zonas hipóxicas

A entrada de nutrientes em excesso pode perturbar o equilíbrio dos fluxos de nutrientes nos estuários e ecossistemas marinhos rasos adjacentes, da mesma forma que pode fazer nos lagos e rios. Nos estuários, tais desequilíbrios podem ser exacerbados pela ausência de mistura vertical. A estratificação é comum onde os rios grandes espalham grandes volumes de água doce sobre a superfície do oceano. A água doce, sendo menos densa que a salgada, tende a flutuar, e assim as camadas superficiais e de fundo da água não se misturam (Fig. 24.23a).

Os nutrientes em excesso entram nos estuários quando os rios carregam grandes quantidades de nutrientes inorgânicos e poluentes orgânicos originados de esgotos e lançamentos de fertilizantes (Fig. 24.23b). O resultado inicial é uma explosão de produtividade nas camadas superficiais da água. Boa parte do material orgânico recentemente produzido acaba por submergir para baixo da camada superficial, e sua decomposição pelas bactérias nas águas do fundo consome o oxigênio daquelas águas e as torna inabitáveis para muitos peixes e invertebrados. A redução do oxigênio até o ponto em que os organismos aquáticos não podem mais sobreviver é chamada de **hipóxia**. No Golfo do México, a hipóxia é definida como abaixo de 2 mg de oxigênio por litro de água, o nível abaixo do qual os peixes e os camarões habitantes do fundo não podem sobreviver (os níveis normais de oxigênio nestas águas excederiam 10 mg/l). "Zonas mortas" hipóxicas formaram-se na maioria dos estuários do mundo, incluindo a Baía Chesapeake. A zona morta na foz do Rio Mississípi se estende por 20.000 km^2 no Golfo do México ao largo da costa da Louisiana (Fig. 24.23c). Estas águas hipóxicas têm danificado os pesqueiros de fundo em grandes áreas, criando desastres ambientais e econômicos.

Os nutrientes limitam a produção dos oceanos

A produtividade primária nos ecossistemas marinhos está intimamente relacionada com o suprimento de nutrientes nas camadas superficiais de água. Por isso, os níveis mais altos de produção ocorrem em mares rasos, onde a mistura vertical se estende até o fundo, e em áreas de forte ressurgência. A produtividade primária no oceano aberto é tipicamente baixa (veja a Fig. 24.16).

Algumas áreas do oceano aberto têm nitrogênio e fósforo em abundância, mas a densidade de fitoplâncton e a produção primária são baixas também. Estas condições indicam que a produção nestas áreas é limitada pela escassez de outros elementos, incluindo ferro e silício. O ferro é um importante componente em muitas vias metabólicas, e o silício é matéria prima para as conchas de silicato das diatomáceas (veja a Fig. 2.6), que constituem a maior parte do fitoplâncton nos oceanos. O ferro é perdido da zona fótica quando se combina com o fósforo e precipita deixando o corpo de água, e o silício é perdido quando as diatomáceas morrem e suas conchas densas caem para o fundo.

As densidades de fitoplâncton no Oceano do Sul são altas nas águas próximas às fontes continentais de nutrientes. Uma alta produção de fitoplâncton concentra-se nas correntes marinhas a jusante da Austrália e Nova Zelândia, América do Sul e Península Antártida, e sul da África, onde as correntes carregam nutrientes coletados dos sedimentos de águas rasas (Fig. 24.24a). Nem todo o Oceano Sul é igualmente produtivo, contudo. Por exemplo, a área oeste do sul da América do Sul, entre 40°S e 50°S, parece ter pouco silício, provavelmente porque aquele elemento submerge abaixo da zona fótica mais rapidamente do que o nitrogênio e o fósforo ao longo da faixa sul do Oceano Pacífico (Fig. 24.24b). A produtividade também cai próximo ao continente da Antártida, parcialmente devido às baixas temperaturas da água e a uma escuridão de inverno extensa.

A razão de Redfield e a limitação de nutrientes no oceano aberto

Vimos os problemas que podem ser causados por uma relação estequiométrica desequilibrada entre os suprimentos de nutrientes e suas demandas. Quando as concentrações de nutrientes nas águas dos oceanos não combinam com as demandas dos organismos fotossintéticos, a produção primária é reduzida, e abundantes nutrientes não são usados.

Muitos anos atrás, o oceanógrafo americano Alfred Redfield notou que a razão média entre o nitrogênio e o fósforo no fitoplâncton (16:1) se aproximava da razão daqueles elementos em águas profundas de oceano aberto. Redfield propôs que esta razão N:P (leia-se "N para P") reflete as demandas do fitoplâncton, que incorporam 16 vezes mais nitrogênio do que fósforo em suas biomassas, e liberam nitrogênio e fósforo para o ambiente na mesma razão que se decompõem após a morte. A razão N:P de 16:1 se tornou conhecida como a razão de Redfield, à qual o carbono foi subsequentemente adicionado para fazer uma razão C:N:P de 106:16:1. Naturalmente, a razão de Redfield é uma média, e muitos tipos de fitoplâncton se desviam dela devido a estratégias de crescimento diferentes (com os copépodos descritos no Capítulo 22).

Diversos processos no oceano aberto podem influenciar as razões N:P. Onde a ressurgência é fraca, as águas superficiais têm poucos nutrientes, e a produtividade primária é baixa. Sob estas condições, as cianobactérias fixadoras de nitrogênio são favorecidas, e as razões N:P aumentam. Por outro lado, onde a ressurgência é forte e os nutrientes abundam na superfície, a produtividade primária é alta. Sob estas condições, as razões N:P diminuem em resultado de uma série de passos que por fim causam uma redução na produtividade. Esta sequência começa à medida que as mortes de abundantes algas verdes fotossintéticas e diatomáceas removem uma quantidade substancial de carbono orgânico das águas. Quando estes organismos morrem, seus corpos submergem em direção às profundezas, carregando seus compostos de carbono orgânicos com eles. À medida que as bactérias decompõem esta matéria particulada por respiração aeróbica, a concentração de oxigênio diminui, e as bactérias começam a usar o nitrato (NO_3^-) e o nitrito (NO_2^-) como agentes oxidantes. Devido a estas reações de desnitrificação e oxidação anaeróbica do amônio ($NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + 2\ H_2O$) pelas bactérias, o nitrogênio é convertido em gás nitrogênio molecular (N_2). O resultado é uma redução na razão N:P, que tende a perturbar o equilíbrio estequiométrico no oceano e reduzir a produção primária.

Naturalmente, o nitrogênio e o fósforo não são os únicos nutrientes exigidos para a produção do fitoplâncton, e os oceanógrafos vêm aumentando seu interesse pelo papel do ferro e outros nutrientes na produtividade marinha. De especial interesse é o potencial que a adição de nutrientes tem para aumentar a taxa de sequestro de carbono nos oceanos.

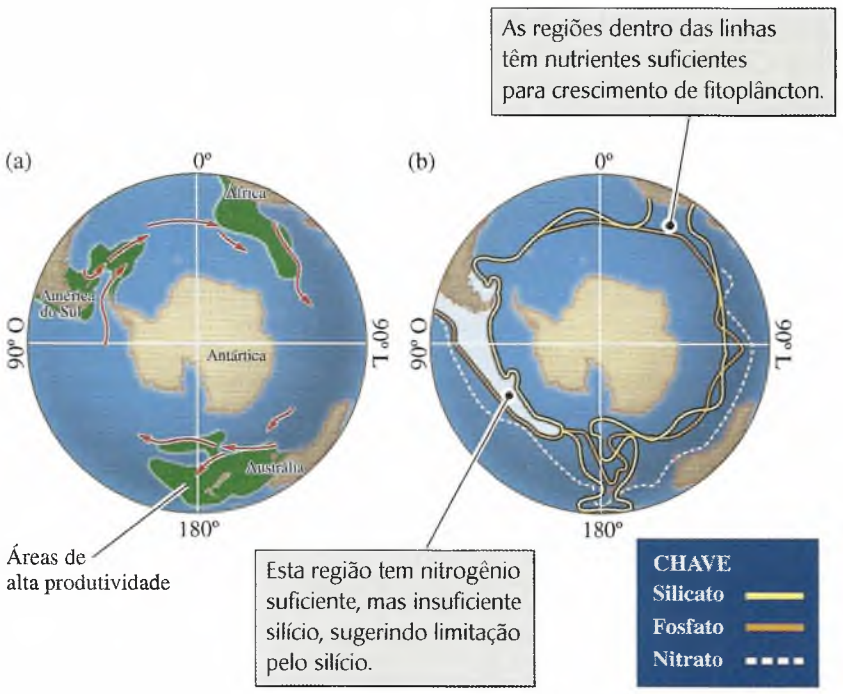


FIG. 24.24 Nem todas águas oceânicas contendo nutrientes em abundância são produtivas. (a) As áreas de alta densidade de fitoplâncton no Oceano Sul. As direções correntes superficiais predominantes estão indicadas por setas vermelhas. (b) Regiões nas quais os nutrientes são suficientes para um crescimento abundante de fitoplâncton (nitrogênio > 10 μM de nitrato; fósforo > 1 μM de fosfato; silício > 5 μM de silicato). Segundo C. W. Sullivan et al., *Science* 262:1832–1837 (1993).

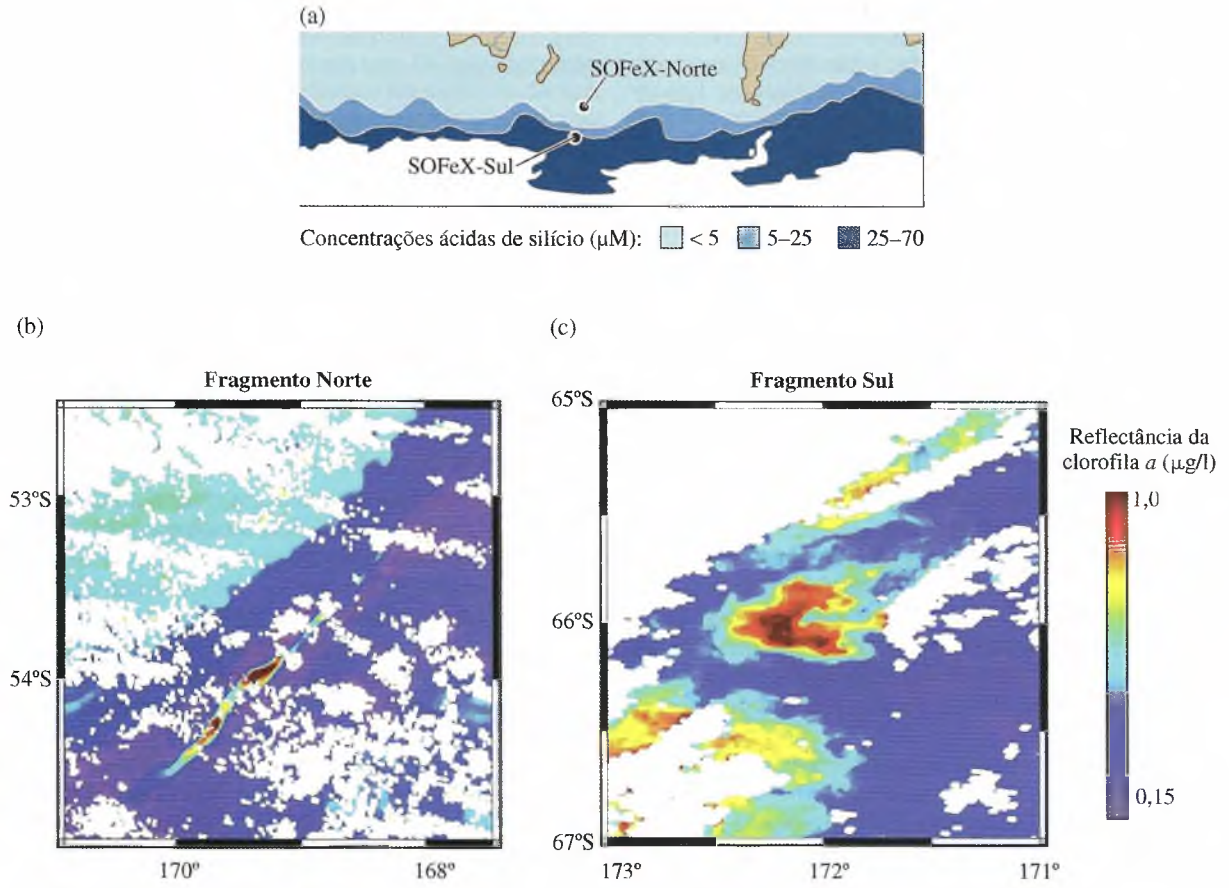


FIG. 24.25 A fertilização das águas de oceano aberto com ferro aumentou muito a produção primária. (a) Mapa mostrando as localizações dos acréscimos de ferro no Experimento de Enriquecimento de Ferro do Oceano Sul (SOFeX) em áreas de concentrações altas e baixas de silício. (b, c) Imagem de satélite artificialmente colorida de cada uma das áreas experimentais mostrando um aumento forte da produção de fitoplâncton (como indicado pela reflectância da clorofila). As áreas brancas representam coberturas de nuvens. Segundo K. H. Coale et al., *Science* 304:408-414 (2004), partes (b) e (c) reimpressão com permissão da AAAS.

ECÓLOGOS EM CAMPO

O ferro limita a produtividade marinha? Cerca de 20% do oceano aberto parece ter bastante nitrogênio e fósforo para sustentar altos níveis de produção primária, mas contém baixas densidades de fitoplâncton. Estas regiões são denominadas de áreas de baixa clorofila e alto nutriente (HNLC) e têm aturdido os biólogos marinhos por anos. Uma hipótese é que as populações de fitoplâncton nestas áreas são mantidas baixas pelos pastadores do zooplâncton, embora não esteja claro por que isto aconteceria em algumas regiões do oceano e não em outras. Uma outra hipótese é que a produção seja limitada por *micronutrientes* — nutrientes que são consumidos por organismos em pequenas quantidades.

No fim dos anos 1980, John H. Martin, do Laboratório Marinho de Moss Landing, Califórnia, propôs que a produção nas áreas HNLC fosse limitada pelo ferro. Em águas superficiais bem oxigenadas, a forma férrica oxidada do ferro (Fe_3^+) produz complexos com outros elementos, incluindo o fósforo, e precipita para fora do sistema. Enquanto as áreas na costa recebem ferro dos rios, as partes remotas dos oceanos recebem muito menos entrada de ferro, quase exclusivamente da poeira soprada pelo vento. Martin sugeriu, de acordo com a lei de Liebig (veja o Capítulo 16), que se o ferro fosse o único nutriente que limitava o crescimento do fitoplâncton, adições de ferro às áreas de HNLC aumentariam a produção primária dramaticamente.

Num experimento de grande escala conduzido em 1993, ao largo da costa Pacífica da América do Sul, cerca de 5° ao sul do equador, Martin e seus colegas fertilizaram uma área alvo distribuindo 450 kg de ferro dissolvido — aproximadamente a quantidade de um automóvel — numa área de 64 km^2 de oceano. Este tratamento aumentou a concentração de ferro naquela área por quase cem vezes. Em poucos dias, as populações de fitoplâncton dentro da área fertilizada, como medida pela concentração de clorofila nas águas superficiais, triplicou. Este resultado mostra claramente que o ferro limita a produção primária nas águas oceânicas abertas naturais. Outros experimentos de laboratório mostraram que baixas concentrações de outros micronutrientes, tais como o manganês e o cobre, poderiam também potencialmente limitar a produção no oceano aberto. O manganês e o cobre são demandados como cofatores em enzimas metabólicas importantes.

Experimentos de fertilização de grande escala têm sido conduzidos mais recentemente no Oceano Sul próximo à Antártida. Os pesquisadores em um destes experimentos, o Experimento de Ferro do Oceano Sul (SOFeX), também conduzido pelo Laboratório Marinho de Moss Landing, adicionou ferro a duas áreas do oceano. Ambas as áreas tinham altas concentrações de nitrato; uma tinha silício abundante (na forma de ácido silícico, H_4SiO_4, cerca de 60 μM, mas a outra tinha deficiência (< 3 μM) (Fig. 24.25). A adição de ferro impulsionou a produção primária dramaticamente em ambas as áreas. Evidentemente, já havia silício bastante para o crescimento das diatomáceas em ambas as regiões. Os níveis de nitrato e silício na água diminuíram à medida que estes nutrientes foram assimilados pelo fitoplâncton.

Mais importante, os resultados desses experimentos sugerem que a adição de ferro poderia aumentar a capacidade do oceano em agir como um sumidouro de dióxido de carbono. As concentrações de CO_2 dissolvidas diminuíram e o carbono orgânico particulado aumentou, após a adição de ferro. Muito do carbono particulado acaba por submergir para as profundezas, e assim removendo CO_2 das águas superficiais e reduzindo suas concentrações no ar acima da superfície da água.

A motivação original para os experimentos de Martin e os subsequentes foi determinar se as águas dos oceanos fertilizadas com ferro poderiam rapidamente remover o dióxido de carbono da atmosfera para contra-atacar a crescente produção antrópica. Embora a adição de ferro tenha aumentado a produção primária, seus efeitos potenciais de longo prazo sobre o sequestro de CO_2 não estão claros. O experimento de Martin falhou no sentido de que as populações de zooplâncton aumentaram junto com a do fitoplâncton e regeneraram muito do CO_2 assimilado por respiração. Os resultados do SOFeX parecem inicialmente mais promissores: uma parcela considerável do carbono particulado precipitou-se abaixo da zona de mistura na superfície do oceano (cerca de 40 metros de profundidade), e a concentração de CO_2 nas águas superficiais caiu 10% em relação àquela do início do experimento. Contudo, os efeitos de longo prazo do enriquecimento do ferro sobre o sequestro de CO_2 permanecem não conclusivos, assim como a questão de que aplicações em larga escala desta abordagem tenham efeitos adversos potenciais.

ANÁLISE DE DADOS *As Populações de Consumidores e o Fluxo de Energia: Estimando a Produção Secundária.* Você encontrará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

RESUMO

1. Os ciclos de nutrientes nos ecossistemas terrestres e aquáticos resultam de reações químicas e bioquímicas semelhantes expressadas nos diferentes ambientes físicos e químicos.

2. A intemperização da rocha matriz nos ecossistemas terrestres e a liberação associada de novos nutrientes procede lentamente em comparação com a assimilação de nutrientes do solo pelas plantas. Portanto, a produtividade da vegetação depende dos nutrientes regenerados da serapilheira e de outros detritos orgânicos.

3. A decomposição de detritos orgânicos regenera nutrientes nos ecossistemas terrestres. Os nutrientes são liberados da serapilheira pelo lixiviamento de substâncias solúveis; consumo por grandes detritívoros; quebra da celulose, da lignina e de outras macromoléculas pelos fungos; e eventual liberação de fósforo, nitrogênio e enxofre em formas minerais, principalmente pelas bactérias.

4. As micorrizas são associações simbióticas de fungos com as raízes das plantas. As micorrizas arbusculares (AM) formam associações fechadas com as membranas celulares nos tecidos das raízes. As ectomicorrizas (EcM) formam um feixe denso em torno da raiz e penetram nos espaços entre as células do córtex. Ambos os tipos de micorriza intensificam a assimilação pela planta de nutrientes do solo.

5. O primeiro passo na decomposição dos detritos é a despolimerização, onde grandes moléculas orgânicas como as proteínas e os ácidos nucleicos são decompostas em subunidades. A taxa de despolimerização é vista como limitante para a produtividade dos ecossistemas terrestres.

6. Os processos diferentes de decomposição de detritos no solo estão espacialmente separados. Nas florestas temperadas, a oxidação do carbono é maior nas camadas superficiais, onde a decomposição de compostos com nitrogênio e assimilação de nitrogênio pelas raízes ocorre mais fundo no solo.

7. Em muitos ecossistemas tropicais, os solos são profundamente intemperizados e retêm nutrientes de forma fraca. Nestes ambientes, a decomposição de matéria orgânica e a assimilação de nutrientes pelas plantas procedem rapidamente, assim mais nutrientes, especialmente o fósforo, residem na vegetação viva.

8. Quando as florestas tropicais são derrubadas para agricultura, os solos logo perdem sua fertilidade, à medida que os nutrientes não são mais assimilados pela vegetação e são rapidamente lavados. Muitos solos tropicais desmatados para agricultura desenvolvem camadas superficiais impenetráveis de laterita.

9. Como as baixas temperaturas retardam a decomposição de matéria orgânica, os solos nas altas latitudes acumulam grandes quantidades de carbono orgânico. Os cientistas estão preocupados com a possibilidade do aquecimento global acelerar a decomposição deste material e contribuir substancialmente para aumentar as concentrações do CO_2 atmosférico.

10. A circulação de nutrientes nos ecossistemas aquáticos difere da dos ecossistemas terrestres no sentido de que os sedimentos aquáticos onde os nutrientes se acumulam estão espacialmente separados de onde ocorre a assimilação de nutrientes na zona fótica.

11. A produtividade primária dos ecossistemas aquáticos é mais alta onde os nutrientes dos sedimentos do fundo podem ser transportados para a superfície, como nos mares rasos e zonas de ressurgência, e onde os nutrientes circulam com rapidez dentro da zona fótica.

12. A mistura vertical da água pode aumentar a produção ao trazer nutrientes regenerados nos sedimentos aquáticos de volta para a zona fótica, mas podem também diminuir a produção ao mover o fitoplâncton para baixo da zona fótica. A produção nos lagos temperados pode diminuir no verão, quando a estratificação térmica impede a mistura vertical.

13. As condições anaeróbicas se desenvolvem abaixo da termoclina porque a respiração bacteriana reduz o oxigênio das águas do fundo. Estas condições promovem a regeneração de alguns nutrientes.

14. Os baixos níveis de fósforo limitam a produção na maioria dos lagos de água doce. A adição de fósforo e outros nutrientes aos córregos e lagos por meio do esgoto e escoamento de plantações pode alterar os padrões de circulação e produção de nutrientes, perturbando os equilíbrios naturais dos ecossistemas de água doce.

15. As comunidades marinhas de água rasa, particularmente os estuários e alagados salgados, são extremamente produtivas por causa da entrada de nutrientes dos rios e fluxo de marés, bem como da rápida regeneração de nutrientes dentro do sistema. Os alagados e os estuários são grandes exportadores de matéria orgânica e nutrientes inorgânicos para os sistemas marinhos circundantes.

16. As entradas em excesso de nutrientes para os estuários de áreas costeiras rasas pelos rios pode perturbar o equilíbrio dos fluxos de nutrientes e levar a condições hipóxicas. A poluição do Rio Mississípi por esgoto e escoamento de fertilizantes tem levado à formação de uma "zona morta" na foz do rio no Golfo do México.

17. A produtividade primária dos sistemas marinhos é geralmente limitada pela disponibilidade de nutrientes. O silício ou o ferro podem ser nutrientes limitantes num mar aberto, onde ambos os elementos tendem a deixar a coluna de água como sedimentos.

18. As razões de nutrientes nas águas oceânicas devem ser equilibradas com demandas de nutrientes para promover uma alta produtividade. A razão nitrogênio:fósforo nas águas profundas do oceano aberto é cerca de 16:1 (a razão de Redfield) e reflete a composição média do fitoplâncton marinho. A fixação de nitrogênio, a desnitrificação e a oxidação de amônio anaeróbico podem alterar a razão para cima e para baixo.

19. Os experimentos de fertilização em larga escala têm demonstrado que a produção é limitada em parte pelo ferro do oceano aberto. Esta descoberta levanta a possibilidade de que adicionar ferro a vastas áreas de oceano poderia criar um sumidouro de CO_2 e ajudar a reduzir as concentrações de CO_2 atmosférico.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que é a intemperização da rocha matriz responsável por uma fração tão pequena dos nutrientes disponíveis para as plantas?

2. Num ecossistema maduro, qual é a grande fonte de nutrientes do solo para as plantas?

3. Compare e confronte a estrutura e o funcionamento das micorrizas arbusculares e das ectomicorrizas.

4. Por que os solos tropicais temperados diferem nas taxas de regeneração de nutrientes?

5. Explique por que os solos de plantações no Canadá retêm seus nutrientes por muitos anos mais do que os solos cultivados na América do Sul tropical.

6. Como poderia o aquecimento global causar a liberação de CO_2 dos solos de floresta boreal?

7. Como a circulação de nutrientes difere entre os ecossistemas terrestres e aquáticos?

8. Como a ocorrência de estratificação nos lagos de água doce diferem entre as latitudes, e como tais estratificações afetam a produtividade dos ecossistemas lacustres?

9. Por qual cadeia de eventos a liberação de esgoto bruto no Rio Mississípi levou à morte os peixes na "zona morta" no Golfo do México?

10. Se a adição de ferro nas águas de oceano aberto pode triplicar a produção do fitoplâncton marinho, o que isto sugere acerca da importância relativa do nitrogênio e do fósforo em limitar a produtividade destes ecossistemas?

LEITURAS SUGERIDAS

Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature 437:349–355.*

Baskin, Y. 1995. Can iron supplementation make the equatorial Pacific bloom? *BioScience* 45:314–316.

Bertness, M. D. 1992. The ecology of a New England salt marsh. *American Scientist* 80:260–268.

Binkley, D., and D. Richter. 1987. Nutrient cycles and H^+ budgets of forested ecosystems. *Advances in Ecological Research* 16:1–51.

Blain, S., et al. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446:1070–1074.

Boesch, D. R. 2002. Challenges and opportunities for science in reducing nutrient over-enrichment of coastal ecosystems. *Estuaries* 25:886–900.

Buesseler, K. O., et al. 2004. The effects of iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Science* 304:414–417.

Coale, K. H., et al. 2004. Southern Ocean Iron Enrichment Experiment: Carbon cycling in high- and low-Si waters. *Science* 304:408–414.

Goulden, M. L., et al. 1998. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science* 279:214–217.

Hobbie, E. A., and T. R. Horton. 2007. Evidence that saprotrophic fungi mobilise carbon and mycorrhizal fungi mobilise nitrogen during litter decomposition. *New Phytologist* 173:447–449.

Hobbie, J. E., and E. A. Hobbie. 2006. ^{15}N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology* 87:816–822.

Hobbie, S. E., and P. M. Vitousek. 2000. Nutrient regulation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology* 81:1867–1877.

Kintisch, E. 2007. Should oceanographers pump iron? *Science* 318:1368–1370.

Klironomos, J. N., and M. M. Hart. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410:651–652.

Liao, C. F.-H., and D. R. S. Lean. 1978. Nitrogen transformations within the trophogenic zone of lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35:1102–1108.

Likens, G. E. 2004. Some perspectives on long-term biogeochemical research from the Hubbard Brook Ecosystem Study. *Ecology* 85:2355–2362.

Likens, G. E., C. T. Driscoll, and D. C. Buso. 1996. Long-term effects of acid rain: Response and recovery of a forest ecosystem. *Science* 272:244–246.

Lindahl, B. D., et al. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173:611–620.

Martin, J. H., et al. 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371:123–129.

McLusky, D. S. 1989. *The Estuarine Ecosystem,* 2nd ed. Chapman & Hall, New York.

Peers, G., and N. M. Price. 2004. A role for manganese in superoxide dismutases and growth of iron-deficient diatoms. *Limnology and Oceanography* 49:1774–1783.

Rabelais, N. N., et al. 1996. Nutrient changes in the Mississippi River and system responses on the adjacent continental shelf. *Estuaries* 19:386–407.

Rabelais, N. N., R. E. Turner, and W. J. Wiseman, Jr. 2002. Gulf of Mexico hypoxia, a.k.a. The dead zone. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:235–263.

Richards, B. N. 1987. *The Microbiology of Terrestrial Ecosystems.* Wiley, New York.

Schimel, J. P., and J. Bennett. 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591–602.

Smith, S. E., and D. J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis,* 2nd ed. Academic Press, London.

Stevenson, F. J. 1986. *Cycles of Soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients.* Wiley, New York.

Sullivan, C. W., et al. 1993. Distributions of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Science* 262:1832–1837.

Tunnicliffe, V. 1992. Hydrothermal-vent communities of the deep sea. *American Scientist* 80:336–349.

Van Cleve, K., et al. 1991. Element cycling in taiga forest: State-factor control. *BioScience* 41:78–83.

CAPÍTULO 25

Ecologia de Paisagem

Em grande parte deste livro consideramos a ecologia numa escala local. Consideramos os papéis das condições físicas e populações das espécies numa determinada localidade e vimos como estes fatores podem afetar a ecologia de indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas. Ao fazer isso, muitas vezes foi útil focalizar uma área razoavelmente homogênea de terra ou água. Neste capítulo, consideraremos a ecologia em escalas geográficas muito maiores, que incorporam uma heterogeneidade realista de *habitats*, e veremos como nossa perspectiva pode mudar nestas escalas regionais mais amplas.

Mazeika Sullivan e seus colegas da Universidade de Vermont demonstraram a importância de considerar toda a paisagem em seu estudo de aves que vivem em 27 rios em Vermont que alimentam o Lago Champlain. Para cada rio, mediram características físicas próprias (como profundidade e largura), bem como características do *habitat* das áreas sujeitas a inundações pelas áreas ripárias até 50 metros das margens. Então caminharam ao longo das bordas dos rios e registraram as espécies de aves que as estavam usando. Combinando seu conhecimento dos tipos de *habitats* que estavam presentes ao longo da paisagem dos 27 rios e quais aves estavam usando cada um, os pesquisadores puderam avaliar a importância dos *habitats* para a riqueza de espécies de aves.

Sullivan e seus colegas observaram 101 espécies de aves, incluindo aves de água (como o pato-carolina), que andam (como a garça-azul-grande), piscívoras (como a águia-pescadora) e insetívoras (tais como a andorinha-serradora). Ao longo da paisagem, diferentes grupos de aves preferem diferentes características de *habitats*. Por exemplo, a riqueza de espécies e a abundância de aves aquáticas foram mais altas em córregos rasos, onde as aves piscívoras eram mais abundantes em córregos maiores com mais peixes. Por outro lado, a riqueza e a abundância de aves insetívoras foram mais altas em áreas que continham diversos tipos de *habitats*, incluindo córregos rasos e abundantes pradarias e florestas de madeira dura. Assim, a mistura de tipos de *habitat* ao longo da paisagem é uma chave para a manutenção das aves insetívoras. Coletivamente, é a heterogeneidade dos tipos de *habitats* ao longo da paisagem de rios que alimentam o Lago Champlain que é importante para sustentar a riqueza de espécies de aves. Assim, conservar esta heterogeneidade de *habitat* numa grande área provavelmente é crítico para a conservação da diversidade de espécies de aves.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os mosaicos de paisagem refletem tanto as influências naturais quanto as humanas
- Os mosaicos da paisagem podem ser quantificados usando-se sensoriamento remoto, GPS e GIS
- A fragmentação de *habitat* pode afetar a abundância e a riqueza de espécies
- Os corredores de *habitat* e os pontos de passagem podem compensar os efeitos da fragmentação de *habitat*
- A ecologia de paisagem explicitamente considera a qualidade da matriz entre os fragmentos de *habitat*
- Espécies diferentes percebem a paisagem em diferentes escalas
- Os organismos dependem de diferentes escalas de paisagem para diferentes atividades e em diferentes estágios da história de vida

Tocamos na importância de considerar as escalas geográficas maiores do que a comunidade local quando consideramos conceitos como a dinâmica de metapopulação (Capítulo 12) e a teoria de biogeografia de ilha (Capítulo 20). Como você deve se lembrar, os modelos de metapopulação mostram que, se uma espécie ocorre num dado fragmento de *habitat*, isso é determinado em parte por quantos outros fragmentos estão ocupados. De modo semelhante, a Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI) demonstra que o número de espécies numa determinada ilha pode ser compreendido somente se considerarmos o tamanho e a distância da ilha ao continente. Em ambos os casos, uma escala espacial mais ampla nos ajuda a compreender melhor os processos responsáveis pela dinâmica das populações e a diversidade das espécies numa comunidade.

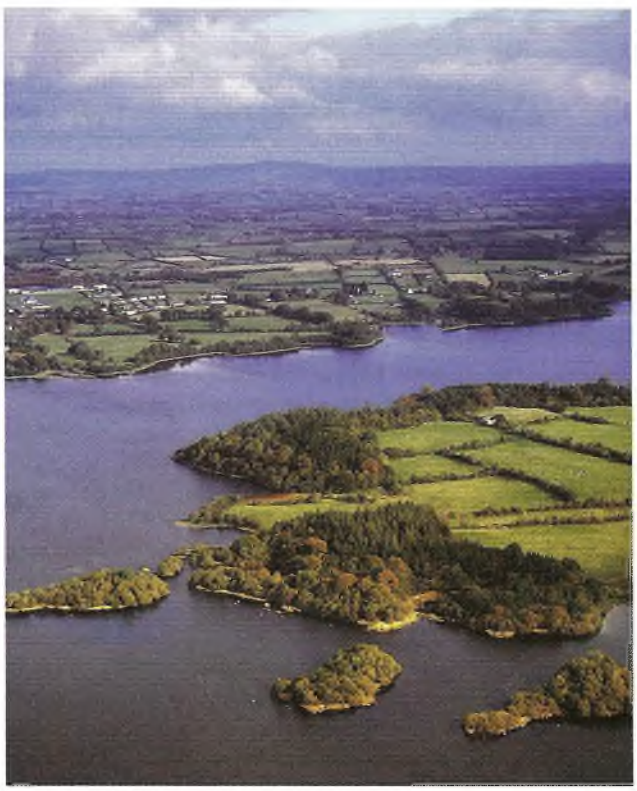


FIG. 25.1 As paisagens contêm diversos tipos de *habitat*. Esta paisagem na Holanda contém um mosaico de *habitats* aquáticos e terrestres em diferentes formas e tamanhos. Fotografia de The Irish Image Collection/Corbis.

Quando começamos a considerar áreas maiores de terra, talvez a observação mais notável é que as áreas maiores contêm uma variedade maior de *habitats*. Uma grande área com muitos tipos diversos de *habitat* é chamada de uma **paisagem**. A diversidade de uma paisagem inclui não apenas a variedade dos tipos de *habitat* terrestres e aquáticos que existem nela, mas também as formas pelas quais estes *habitats* estão arranjados. Por exemplo, se tivéssemos que voar sobre a América do Norte ou Europa num avião, notaríamos que muitas das paisagens abaixo de nós contêm uma mistura de florestas, campos, rios, lagos e áreas urbanas que assumem uma ampla variedade de tamanhos e formas (Fig. 25.1).

O estudo da composição das paisagens e o arranjo espacial dos *habitats* dentro dela, e como estes padrões influenciam os indivíduos, as populações, as comunidades e os ecossistemas em diferentes escalas espaciais, é chamado de **ecologia de paisagem**. O mosaico de *habitat* numa dada paisagem pode refletir as influências que são tanto históricas quanto modernas, tanto naturais quanto antropogênicas. De particular interesse para os ecólogos de paisagem é como a divisão da paisagem em fragmentos de *habitats* isolados de diferentes tamanhos e formas influencia a biodiversidade, bem como os corredores de *habitat* e a qualidade da matriz entre os fragmentos afetam os padrões da riqueza e a substituição de espécies locais. Assumir uma abordagem de paisagem também nos ajuda a questionar como os organismos diferentes percebem seu ambiente em diferentes escalas espaciais. Em resumo, uma abordagem de paisagem promove o exame de padrões ecológicos usando um quadro espacial mais amplo.

Os mosaicos de paisagem refletem tanto as influências naturais quanto as humanas

As influências do passado

A natureza e os humanos vêm moldando a diversidade de *habitat* através das paisagens por milênios. Algumas das influências mais antigas incluem eventos geológicos como as erupções vulcânicas e o avanço e retração das geleiras ao longo dos continentes. Estes eventos têm deixado suas marcas na paisagem da Terra ao mover grandes quantidades de rocha e solo e ao criar e mudar o lugar dos corpos de água. Tais influências de longa duração dos processos históricos são conhecidas como **efeitos de herança**.

Um dos efeitos de herança mais interessante das geleiras que podemos observar hoje é a presença de *eskers*, que são os remanescentes de correntes de água longas e sinuosas que uma vez

FIG. 25.2 Um *esker* longo e sinuoso divide uma plantação na Dakota do Norte. O *esker* foi formado por uma corrente que fluía através da base de uma geleira que tinha milhares de metros de espessura. Fotografia de Tom Bean/Corbis.

fluíam por dentro ou por baixo das geleiras. Com o tempo, estas correntes glaciais depositaram solo e rocha em suas trajetórias. Agora que as geleiras se foram, esses antigos cursos de água aparecem como montes longos e sinuosos (Fig. 25.2). Estas cristas podem abrigar *micro-habitats* únicos que favorecem determinadas comunidades.

As atividades humanas muito antigas podem continuar a influenciar as paisagens também. Durante o primeiro século d.C., os romanos construíram pequenas vilas de fazendas no norte da França. Por razões ainda não muito claras, essas fazendas foram abandonadas no século IV, e a terra, revertida em floresta logo após. As evidências arqueológicas sugerem que as terras cultivadas pelos romanos se encontravam num raio de 200 metros de suas construções. Com esse conhecimento, os ecólogos foram capazes de investigar se aquele cultivo ancestral continua a afetar o solo e as plantas na região. Quando Jan Plue e seus colegas da Katholieke Universiteit [Universidade Católica] na Bélgica compararam os sítios cultivados e não cultivados em 2002, descobriram que as terras florestadas sobre os sítios cultivados tinham um pH de solo mais alto, fósforo mais disponível e uma riqueza de espécies de planta maior, incluindo muitas espécies de ervas. Essas diferenças foram provavelmente causadas pela lenta decomposição dos materiais de construção dos ancestrais, que contribuíram com cálcio e fósforo para o solo, e pela introdução de numerosas espécies de plantas pelos romanos. Em resumo, a habitação humana de 1.600 anos atrás continuava a ter efeitos de herança sobre a floresta moderna.

As influências do presente

Os mosaicos de paisagem continuam a ser moldados hoje. As catástrofes como os tornados, os furacões, as inundações, os deslizamentos de encosta e os incêndios podem alterar a estrutura da vegetação, tanto na escala local quanto regional, e estas mudanças para as comunidades de plantas podem, por sua vez, causar mudanças em outras populações e comunidades que dependem delas. O interessante é que a quantidade de destruição causada por um evento catastrófico em diferentes escalas é influenciada por diversos outros fatores, incluindo o tempo, a topografia regional e local, e o uso da terra pelos humanos e suas práticas através da paisagem. Por exemplo, os incêndios naturais são mais intensos quando soprados pelo vento e alimentados pela serapilheira de plantas secas e mortas; eles também queimam mais rápido morro acima do que morro abaixo.

Embora os eventos catastróficos tenham ocorrido naturalmente por éons, o fogo é um evento cuja frequência e intensidade tem sido influenciada pelos humanos. Na área de dentro e em torno do Parque Nacional de Yellowstone, por exemplo, os incêndios naturais foram amplamente suprimidos por grande parte do século 20. Durante o verão de 1988, uma seca tornou a área suscetível a incêndios. Centenas de incêndios iniciaram-se naquele verão, tanto por atividades humanas quanto por causas naturais, como raios. A maioria dos incêndios queimou áreas relativamente pequenas de menos de 100 acres, mas alguns dos incêndios queimaram áreas muito maiores. No total, 1,2 milhão de acres se queimaram, e o padrão das queimas criou um mosaico de fragmentos queimados e não queimados ao longo de grande parte da paisagem de Yellowstone (Fig. 25.3). Os padrões de queima ao longo da paisagem dependeram de onde o fogo começou bem como das características da paisagem (quantidade de serapilheira, encostas e intensidade de vento local) que ajudaram a influenciar seu desenvolvimento.

Diversos animais são bem conhecidos por sua capacidade em alterar o mosaico da paisagem. O castor-americano constrói represas ao longo de córregos para tornar o *habitat* mais adequado ao seu modo de vida (veja a Fig. 19.5). Os pequenos lagos criados por estas represas não somente ajudam o castor, mas também proporcionam um *habitat* aquático para diversas outras espécies, incluindo peixes, anfíbios, insetos e aves aquáticas. Os castores não são os únicos animais que têm grande influência em seus *habitats*. Por exemplo, muitas espécies se utilizam de buracos cavados em áreas alagadas pelos aligátores para assegurar fontes permanentes de água (Fig. 25.4). Por causa de seus efeitos desproporcionalmente grandes na paisagem, estes animais são normalmente chamados de **engenheiros de ecossistema**.

Alguns engenheiros de ecossistema podem transformar a paisagem simplesmente ao comer grandes quantidades de plantas. Embora a maior parte dos herbívoros tenha efeitos relativamente pequenos nas plantas que comem, de vez em quando uma população de herbívoros explode e consome a maior parte da vegetação disponível. Diversas espécies de insetos herbívoros, como o verme-do-abeto, passam por tais erupções. Em anos seguidos de tempo seco e quente na primavera, o verme-do-abeto tem altas taxas de sobrevivência, e a população aumenta dramaticamente a cada ano. As larvas se alimentam das acículas de diversas árvores de espruce e abeto, causando a morte de parte delas ou de todas as árvores hospedeiras. Ao criar fragmentos de árvores mortas, as irrupções do verme-do-abeto podem ter

FIG. 25.3 Os incêndios queimaram mais de um milhão de acres em torno do Parque Nacional de Yellowstone em 1988. Após os incêndios acabarem, a paisagem era composta de um mosaico de áreas queimadas e áreas não queimadas. Fotografia de Jonathan Blair/Corbis.

FIG. 25.4 Os aligátores são engenheiros de ecossistema. O aligátor americano (*Alligator mississippiensis*) cava buracos profundos nos alagados para garantir uma fonte de água durante a estação seca. Michael P. O'Neill/Photo Researchers.

um grande efeito no mosaico da paisagem (para não mencionar um substancial impacto econômico nas indústrias relacionadas com a floresta).

Sem dúvida, os humanos são os engenheiros mais intensos dos ecossistemas. Os efeitos de amplo alcance dos humanos sobre a paisagem incluem os desenvolvimentos de moradia, desmatamento de florestas para agricultura, construção de represas e canais de irrigação, a canalização de vias de água para aprimorar a navegação e o uso da madeira de floresta. O uso da madeira proporciona um exemplo particularmente bom de uma atividade humana que produz o mosaico do tipo de *habitat* ao longo da paisagem. No oeste dos Estados Unidos, a prática comum é cortar troncos de médio tamanho de floresta espalhados através da paisagem (Fig. 25.5). Esta prática ajuda a minimizar a erosão do solo e os efeitos danosos de desmatamentos de grande escala. Como você poderia imaginar, a decisão de cortar fragmentos de floresta espalhados rapidamente produz o mosaico de fragmentos de floresta de diferentes idades. Cortar lenha é apenas uma das muitas atividades humanas com efeitos de herança que pode persistir por muitos anos no futuro.

Os mosaicos da paisagem podem ser quantificados usando-se sensoriamento remoto, GPS e GIS

Abordar a ecologia de uma perspectiva de paisagem pode parecer uma tarefa assustadora devido ao desafio de quantificar os mosaicos da paisagem ao longo de grandes áreas. Felizmente, as tecnologias modernas de mapeamento podem nos ajudar nesta tarefa. Uma tecnologia muito útil é o **sensoriamento remoto**. Como seu nome indica, o sensoriamento remoto é a coleta de informação geográfica a longa distância. Para nossos propósitos, podemos considerar o sensoriamento remoto como uma coleção de informação de paisagens baseada em fotografias tiradas de aviões ou satélites.

Lembre-se, do Capítulo 3, de que a radiação solar atinge a superfície da Terra e é refletida de volta para o espaço. A radiação refletida cai num intervalo de comprimento de onda, desde o ultravioleta até quase o infravermelho. Como os diferentes objetos na superfície da Terra absorvem e refletem diferentes comprimentos de onda, cada elemento ou paisagem — incluindo as florestas, os campos, os corpos de água — tem uma assinatura única de comprimentos de onda refletidos (Fig. 25.6). De fato, mesmo tipos diferentes de vegetação podem ter assinaturas únicas de comprimento de onda. Os pesquisadores usam estas assinaturas para identificar os vários elementos da paisagem em imagens aéreas ou de satélite. Dessa forma, podem coletar vas-

FIG. 25.5 A exploração de madeira pode produzir um mosaico de tipos de *habitat*. Esta floresta no Parque Nacional Olympic, Washington, foi cortada em fragmentos distintos. Dan Lamont/Corbis.

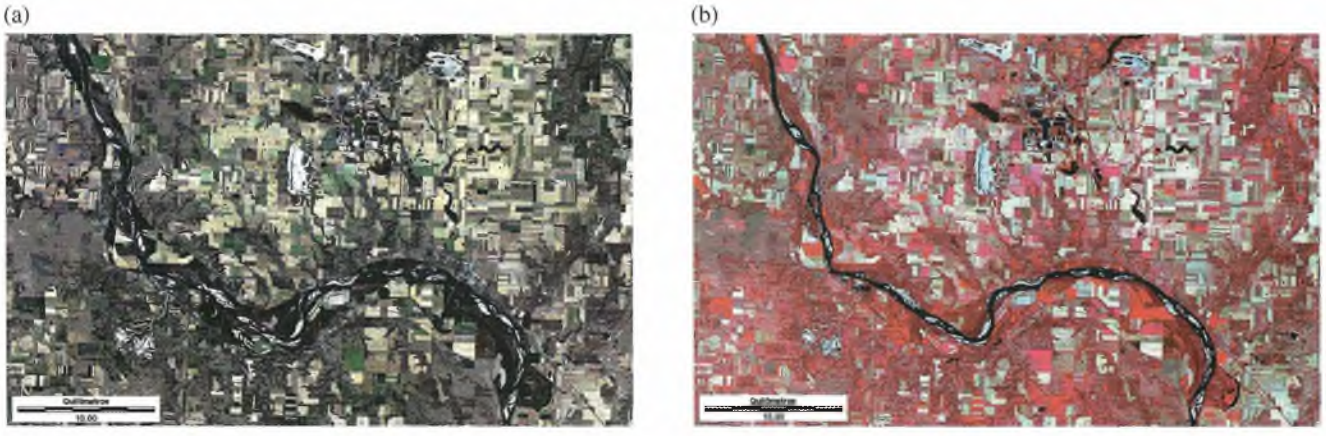


FIG. 25.6 A informação da paisagem pode ser coletada de aviões e satélites. (a) Esta imagem de satélite do rio Missouri, na Dakota do Norte, foi obtida de um satélite que mostra comprimentos de onda refletidos no espectro visível. A imagem parece muito natural, com a vegetação aparecendo verde, o solo aparecendo bege e a água aparecendo escura. (b) Esta imagem da mesma paisagem foi obtida de um satélite que detecta comprimentos de onda refletidos no espectro visível e próximo do infravermelho. Aqui, a vegetação que cresce aparece como vermelho brilhante, tornando-a muito mais fácil de ser detectada. Imagem do Landsat por cortesia da NASA Goddard Space Flight Center e US Geological Survey.

tas quantidades de dados no nível da paisagem de qualquer parte do mundo, incluindo lugares que são perigosos ou difíceis de visitar. A partir destes dados, podem criar mapas digitais de montanha, correntes de água, linhas de costa e fragmentos de *habitat* ao longo das paisagens.

O **Sistema de Posicionamento Global (GPS)** é uma outra tecnologia que se tem provado muito útil para os ecólogos. Originalmente projetado para operações militares, ele está agora disponível para os civis, e mais e mais de nós estamos usando-o em automóveis e telefones celulares para nos ajudar a navegar. Os satélites orbitam em torno da Terra enviando sinais que podem ser detectados pelos receptores de GPS. Quando sinais de pelo menos quatro satélites podem ser detectados, o receptor pode calcular a latitude, a longitude e a altitude de qualquer lugar no planeta. Os ecólogos podem usar o GPS de muitas formas; por exemplo, podem mapear a localização de árvores, através de uma paisagem, com precisão de uns poucos metros, ou podem seguir movimentos de longa distância de animais portando transmissões de rádio.

Uma vez que os ecólogos tenham criado um mapa do mosaico da paisagem de dados de sensoriamento remoto e identificado a localização dos organismos ou características do *habitat* usando GPS, eles podem colocar toda esta informação junta usando um **sistema geográfico de informação** (**SGI**, **SIG** ou ***GIS***, do inglês *Geographic Information System*). De forma simples, o GIS é uma forma de juntar diferentes conjuntos de informações geográficas, incluindo mapas dos solos, elevações, uso da terra e disponibilidade de água, de distribuição de plantas e de distribuição de animais. Quando todos os dados são reunidos, os ecólogos podem usar programas de computadores de GIS para quantificar características do mosaico de paisagem e procurar por padrões de como os organismos são afetados por aquelas características.

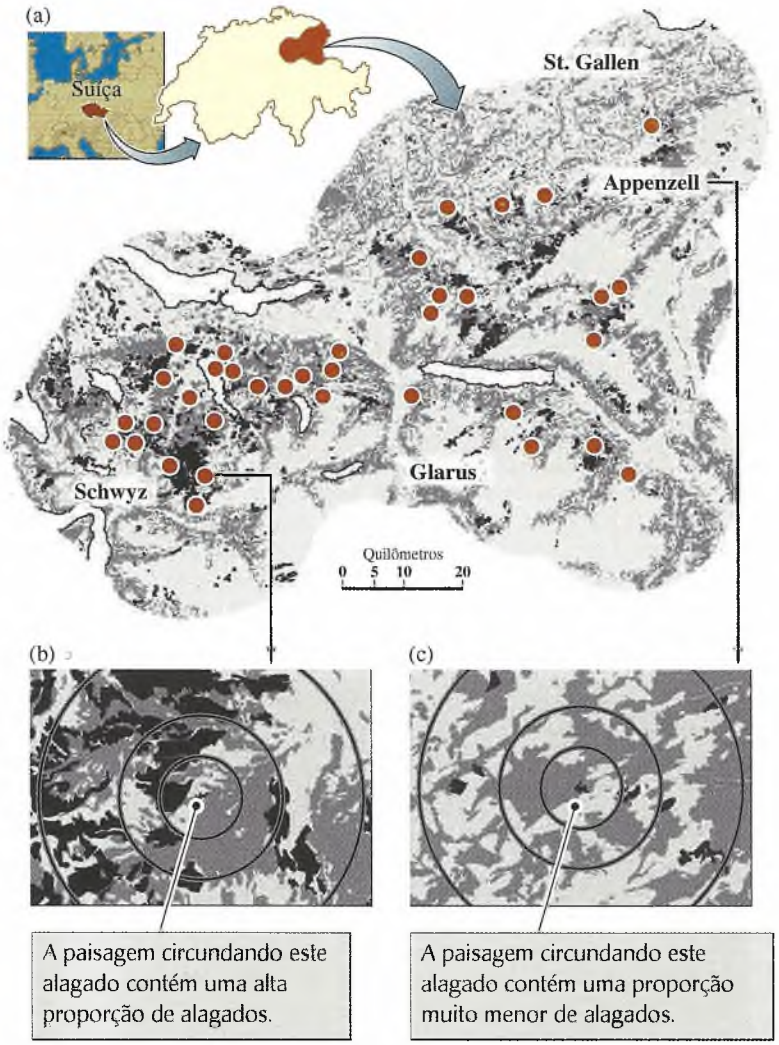


FIG. 25.7 Os ecólogos podem usar tecnologias modernas de mapeamento para quantificar as características da paisagem. (a) Cozzi e seus colegas levantaram 36 alagados no nordeste da Suíça (cujas localizações estão indicadas por círculos vermelhos) quanto à presença de borboletas ameaçadas. (b, c) Os pesquisadores usaram dados de sensoriamento remoto para identificar as proporções de *habitats* e alagados circundando cada alagado que pesquisaram. Os círculos concêntricos mostram raios de 500, 1.000 e 2.000 m do alagado focal. Segundo G. Cozzi, C.B. Müller e J. Krauss, *Landscape Ecology* 23:269–283 (2008).

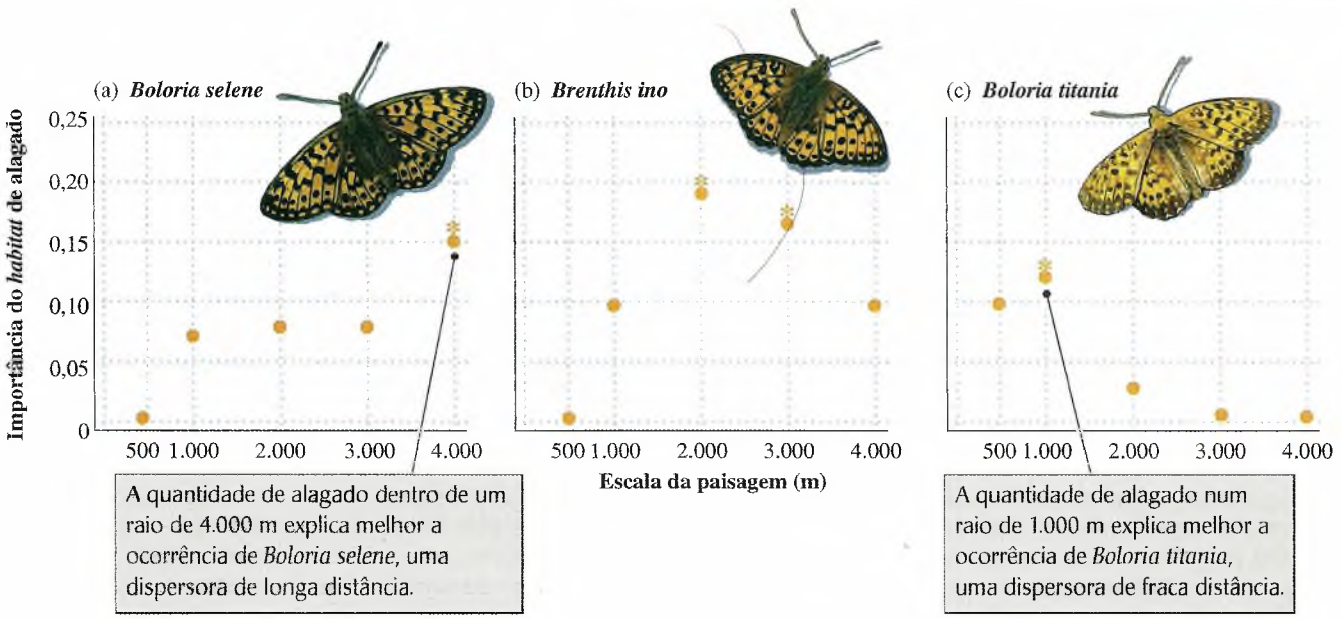


FIG. 25.8 A escala na qual a paisagem é medida importa. Estas análises mostram quão bem a quantidade de *habitat* alagado em diferentes distâncias de um alagado focal explica a ocorrência de três espécies de borboleta no noroeste da Suíça. Os valores de importância são índices de correlações (r^2) entre a proporção de *habitats* alagados em diferentes distâncias do alagado focal e a ocorrência das borboletas naquele alagado; quanto mais alto o valor, mais forte a correlação. Os asteriscos indicam as correlações mais fortes. Segundo G. Cozzi, C.B. Müller e J. Krauss, *Landscape Ecology* 23:269–283 (2008).

ECÓLOGOS EM CAMPO

Quantificando as preferências de *habitat* das borboletas da Suíça. Gabriele Cozzi e seus colegas da Universidade de Zurique exploraram o poder das modernas tecnologias de mapeamento para avaliar a importância das características de *habitat* local e regional das populações de borboletas fritilárias ameaçadas nos Alpes Suíços. Eles começaram por colocar nos mapas características da paisagem (criadas a partir de imagens de sensoriamento remoto) no programa de GIS e identificar diversas daquelas características, incluindo as centenas de alagados na região que são *habitats* favoráveis às borboletas. A partir desses mapas, selecionaram aleatoriamente 36 alagados para levantar a presença de qualquer das três espécies de borboletas ameaçadas (Fig. 25.7).

Durante as suas visitas a cada alagado, os pesquisadores registraram sua localização e altitude usando receptores GPS e então buscaram pelas borboletas e pelas plantas das quais elas se alimentam. Combinando seus dados de levantamento com os mapas da paisagem, puderam ver como a altitude (uma variável de *habitat* local) e a proporção de alagados na paisagem em diferentes escalas espaciais (uma variável de *habitat* regional) afetavam a probabilidade de cada espécie de borboleta ocorrer no alagado focal que eles levantaram (Fig. 25.8).

Os pesquisadores descobriram que a ocorrência de cada espécie de borboleta dependia tanto do local quanto das variáveis de *habitat* regional. Numa escala local, a pequena fritilária *Boloria selene* e a *Boloria titania* foram as mais comuns nas altitudes mais altas, onde a fritilária-de-mármore (*Brenthis ino*) era mais comum nas baixas altitudes. Essas diferenças provavelmente refletiam as tolerâncias das três espécies para temperaturas mais frias em altitudes mais altas.

Quando os pesquisadores consideraram a importância das variáveis de *habitat* regional, descobriram que a ocorrência de *Boloria selene*, que é capaz de se dispersar a longas distâncias para colonizar novos sítios, foi influenciada pela proporção de *habitats* alagados na escala espacial maior (dentro de um raio de 4.000 m do alagado focal). A ocorrência de *Brenthis ino*, que é uma dispersadora de média distância, foi influenciada pela proporção de *habitat* alagado numa escala espacial média (num raio de 2.000 m do alagado focal). Finalmente, a ocorrência de *Boloria titania*, uma dispersadora fraca, foi influenciada pela proporção de *habitat* e alagado numa escala espacial pequena (num raio de 1.000 m do alagado focal).

Em essência, os pesquisadores descobriram que, quanto mais alagados na área, maior a probabilidade de a pequena espécie ser encontrada no alagado focal. De fato, esperaríamos este padrão a partir do nosso conhecimento da dinâmica das metapopulações de borboletas nas Ilhas Åland da Finlândia, descritas no Capítulo 12. Este estudo, contudo, mostrou que a escala da paisagem faz uma diferença. Somente os alagados dentro de uma distância curta importaram para as borboletas com capacidade de dispersão limitada, enquanto aqueles num raio maior importavam para as borboletas com capacidade de dispersão maior. Somente assumindo uma abordagem de paisagem e usando as tecnologias modernas de mapeamento os pesquisadores foram capazes de discernir as características do *habitat* que são importantes para a conservação de cada uma dessas borboletas ameaçadas. ▌

A fragmentação de *habitat* pode afetar a abundância e a riqueza de espécies

Quando as atividades humanas ou eventos naturais dividem uma área grande e contínua de *habitat* em diversos *habitats* menores, dizemos que o *habitat* foi *fragmentado*. Discutimos brevemente a fragmentação de *habitat* e alguns de seus efeitos sobre as populações no Capítulo 10. A fragmentação de *habitat* pode ocorrer tanto em *habitats* terrestres quanto aquáticos. O processo de fragmentação de *habitat* produz cinco efeitos: (1) a quantidade total de *habitat* diminui, (2) o número de fragmentos de *habitat* aumenta, (3) a quantidade de borda de *habitat* aumenta, (4) o tamanho do fragmento médio diminui e (5) o isolamento do fragmento aumenta. Inversamente, à medida que a fragmentação aumenta, a matriz de *habitat* entre os fragmentos (por exemplo, campos desmatados entre os fragmentos de floresta) experimenta o efeito oposto: a quantidade total aumenta, o número de fragmentos distintos diminui, o tamanho do fragmento médio aumenta e a matriz se torna mais contínua.

A fragmentação de *habitat* e a biodiversidade

Uma questão normalmente colocada pelos ecólogos é como a fragmentação afeta a biodiversidade. Dados os cinco aspectos da fragmentação, resulta que a resposta é um pouco mais complexa do que poderia parecer à primeira vista. O primeiro efeito, uma redução na área total de *habitat*, normalmente causa uma redução na riqueza de espécies. Esta conclusão deveria fazer sentido à luz de nossa discussão da relação espécie–área no Capítulo 20, no qual vimos que as grandes ilhas oceânicas contêm mais espécies do que as pequenas (veja a Fig. 20.3). Analogamente, quando Scott Findlay e Jeff Houlahan, da Universidade de Ottawa, examinaram a biodiversidade de 30 alagados ao longo de uma variedade de tamanhos, descobriram que os alagados menores tinham menos espécies de plantas, mamíferos, aves, anfíbios e répteis (Fig. 25.9). Assim, exatamente como vimos no caso das ilhas, os fragmentos de *habitat* de áreas menores geralmente contêm menos espécies.

Se fôssemos capazes de examinar os efeitos da fragmentação *per se* (independentemente do tamanho total do *habitat*), poderíamos encontrar efeitos positivos e negativos sobre a biodiversidade. Como vimos no Capítulo 12, os efeitos negativos podem ocorrer quando os fragmentos são simplesmente pequenos demais para sustentar populações e isolados demais para receber colonizadores de outros fragmentos. Além disso, as espécies que vivem ao longo das bordas dos fragmentos de *habitat* podem ser negativamente afetadas pelas interações antagonistas com outras espécies que vivem na matriz.

Ao contrário daqueles efeitos negativos, a fragmentação *per se* pode ter efeitos positivos quando a separação espacial de espécies promove sua coexistência. Se as presas podem se dispersar para fragmentos desocupados mais rapidamente do que seus predadores, elas podem evitar serem levadas à extinção através da paisagem. Analogamente, a separação espacial pode possibilitar que duas espécies competidoras coexistam na paisagem se uma das espécies é um competidor superior mas um dispersor fraco, enquanto o outro é um competidor mais fraco mas que pode colonizar os fragmentos desocupados mais rapidamente. Quando todos os fatores são levados em conta, torna-se claro que a perda de área de *habitat* associada com a fragmentação geralmente causa um declínio na riqueza de espécies, enquanto o aumento do isolamento, um tamanho menor de fragmento e um número maior de fragmentos associados com a fragmentação de *habitat* podem ter tanto efeitos positivos quanto negativos sobre a riqueza de espécies.

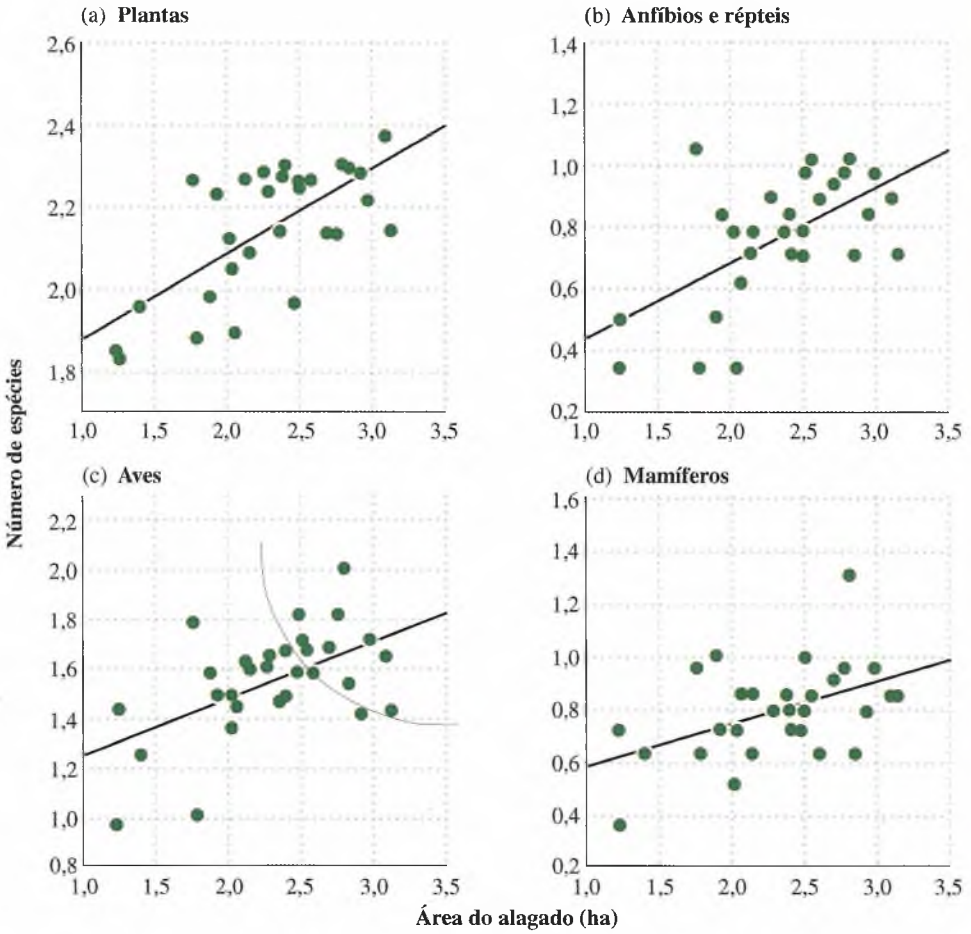


FIG. 25.9 A riqueza de espécies está correlacionada com a área do *habitat*. A riqueza de espécies de (a) plantas, (b) anfíbios e répteis, (c) aves e (d) mamíferos varia com o tamanho do fragmento de alagado em Ontário, Canadá. Segundo C. S. Findlay e J. Houlahan, *Conservation Biology* 11:1000–1009 (1997).

A fragmentação de *habitat* e as abundâncias das espécies

Embora geralmente observemos um declínio na biodiversidade global quando uma grande área de *habitat* é particionada em fragmentos, algumas espécies tornam-se mais abundantes após a fragmentação. As espécies que se beneficiam são tipicamente aquelas especializadas em viver em ecótonos, entre dois tipos de *habitat*. O chupim-de-cabeça-castanha, por exemplo, prefere viver em lugares onde a floresta situa-se adjacente ao campo. Como tais ecótonos ocorrem nas bordas de fragmentos, as espécies como o chupim-de-cabeça-castanha são denominadas **especialistas de borda**.

Considere os efeitos de dividir uma grande área de *habitat* em fragmentos menores. A área de *habitat* total que contribui para todos os fragmentos combinados deveria ser pouco alterada, mas a razão de borda para interior de *habitat* aumenta. Em outras palavras, muito mais bordas de *habitat* seriam criadas (Fig. 25.10). Em consequência, os especialistas de borda provavelmente aumentariam em abundância.

As mudanças nas abundâncias de especialistas de borda podem ter efeitos importantes sobre as interações das espécies. Como vimos no Capítulo 10, uma fragmentação crescente de florestas no leste do meio-oeste dos Estados Unidos levou a um aumento no parasitismo de ninho pelo chupim-de-cabeça-castanha e, portanto, ao decréscimo nas abundâncias de outras aves canoras. Assim, compreender os efeitos da fragmentação tem importantes implicações para conservação das espécies.

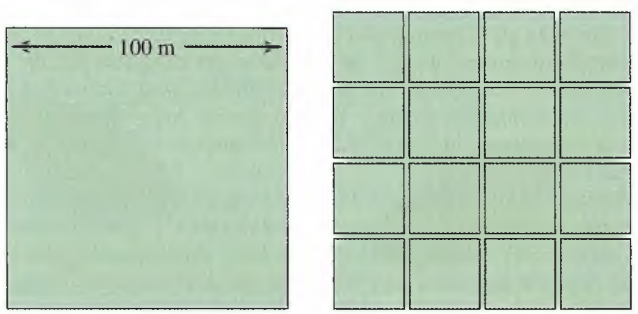


FIG. 25.10 A quantidade de borda aumenta com a fragmentação do *habitat*. Se um hectare de *habitat* for dividido em 16 fragmentos, mesmo com pouca mudança na área total, a razão borda/interior de *habitat* aumenta por um fator de 4.

Uma compreensão da fragmentação também pode ser útil para a compreensão da ecologia de doenças humanas. Richard Ostfeld e seus colegas do Instituto de Estudos de Ecossistema têm gasto anos estudando a ecologia da doença de Lyme, causada por uma bactéria patogênica (*Borrelia burgdorferi*) que infecta um grande número de pessoas na América do Norte. A bactéria é transmitida através da picada do carrapato-ocidental-de-pernas-pretas (*Ixodes scapularis*), também conhecido como

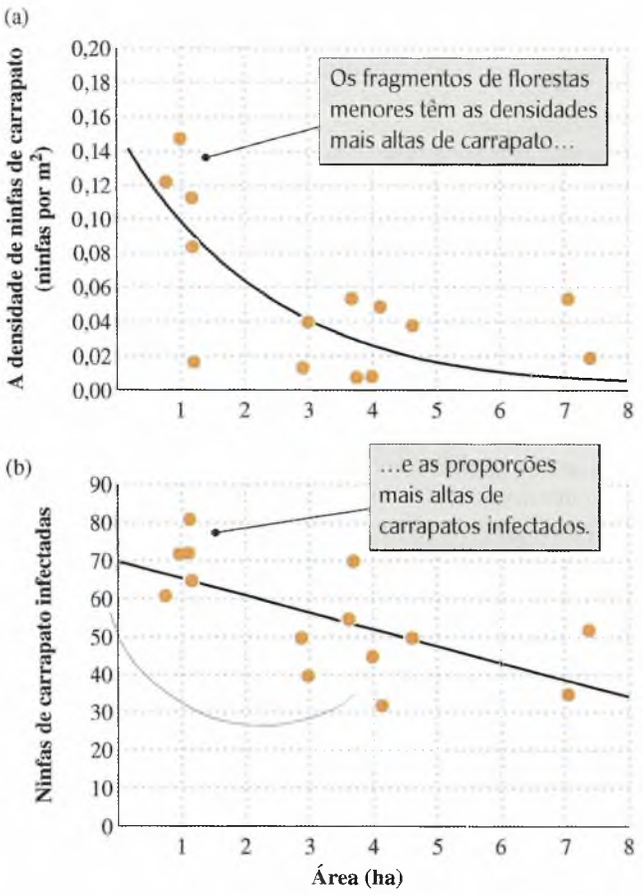


FIG. 25.11 A fragmentação de *habitat* aumenta a prevalência da doença de Lyme. Ostfeld e seus colegas descobriram que os tamanhos dos fragmentos de floresta no nordeste dos Estados Unidos influenciam a densidade das ninfas do carrapato-ocidental-de-pernas-pretas (a), bem como a proporção das ninfas de carrapato que transportam a bactéria da doença de Lyme (b). Segundo B.F. Allan, F. Keesing e R.S. Ostfeld, *Conservation Biology* 17:267–272 (2003).

carrapato-de-cervo, que vive em diversas aves, répteis e mamíferos, incluindo os humanos.

Nos fragmentos no nordeste dos Estados Unidos, a abundância de muitos animais vertebrados tem diminuído, mas a do rato-de-pé-branco (*Peromyces leucopus*) de fato aumentou, provavelmente porque a maioria dos seus competidores e predadores não podem viver em fragmentos de floresta menores. Quando Ostfeld e seus colegas identificaram diversos fragmentos a partir de mapas e GIS e então visitaram aquele sítios, descobriram que os pequenos fragmentos de floresta tinham densidades mais altas de ratos, e consequentemente mais altas de carrapato. Mais do que isso, descobriram que uma proporção maior dos carrapatos nos fragmentos menores estava infectada com a bactéria da doença de Lyme (Fig. 25.11). À medida que as atividades humanas vêm fragmentando florestas, criamos uma paisagem que nos torna mais suscetíveis de sofrer a doença de Lyme.

Forma de fragmento e abundância de espécies

Os fragmentos de *habitat* têm diversos tamanhos e formas. Os fragmentos de diferentes formas têm diferentes razões de borda para interior. Um fragmento circular contém a quantidade mínima de borda, enquanto um longo e esguio, de mesma área, teria

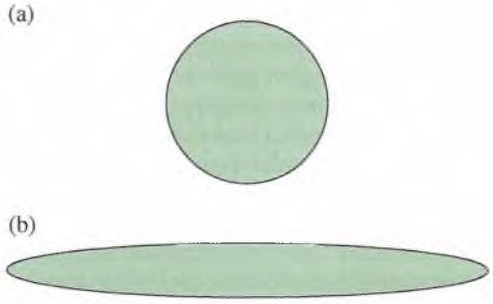


FIG. 25.12 A forma do fragmento afeta a razão de borda para interior de *habitat*. (a) Um fragmento de *habitat* com uma forma circular tem uma quantidade mínima de borda. (b) Um fragmento de mesma área com uma forma mais elíptica tem duas vezes a quantidade de

uma proporção muito mais alta de borda (Fig. 25.12). Como poderiam essas diferenças influenciar as abundantes espécies vivendo nos fragmentos?

Os ecólogos Rick Taylor, Joanne Oldland e Michael Clarke, da Universidade LaTrobe, buscaram responder essa questão em seu estudo de fragmentos de floresta nos bosques temperados da Austrália. Nestes bosques vive uma espécie de ave nativa chamada de mineiro-barulhento. Esta ave é um especialista agressivo de borda, capaz de deslocar outras aves pequenas. Assim, do ponto de vista da conservação da biodiversidade, seria desejável reduzir qualquer *habitat* que favoreça o mineiro-barulhento. Taylor e seus colegas levantaram 14 fragmentos de bosque na área central-norte de Victoria, Austrália, buscando por padrões que conectariam a abundância do mineiro-barulhento às formas de fragmento de floresta.

Os pesquisadores descobriram que as densidades do mineiro-barulhento eram mais altas nas "penínsulas" de *habitat* de bosque que se projetavam para dentro da matriz de plantação. Isto é, os mineiros-barulhentos tinham forte predileção por *habitats* de bosques com uma alta proporção de borda. Os pesquisadores suspeitaram que a grande quantidade de área desmatada em torno dessas penínsulas de bosque possibilitava que essas aves territoriais detectassem mais facilmente os intrusos que se aproximassem. Essa preferência de *habitat* é de grande interesse para os gestores de conservação, porque sugere que, através de uma remodelagem de fragmentos de bosque que reduza as projeções peninsulares, deve ser possível reduzir a abundância de mineiros-barulhentos e assim aumentar a de diversas outras aves australianas.

ANÁLISE DE DADOS MÓDULO DE ANÁLISE DE DADOS *Ecologia de Paisagem*. Calcule a abundância futura e a distribuição da coruja em fragmentos de *habitat*. Você achará este módulo em http://www.whfreeman.com/ricklefs6e.

Os corredores de *habitat* e os pontos de passagem podem compensar os efeitos da fragmentação de *habitat*

Uma característica da paisagem que pode diminuir os efeitos negativos da fragmentação são os **corredores** de *habitat*, que são tipicamente faixas estreitas de *habitat* que facilitam o movimento dos organismos entre os fragmentos adjacentes. Ao faci-

litar o movimento, os corredores aumentam o fluxo de genes e a diversidade genética nas populações (e portanto contra-atacam o efeito negativo dos gargalos genéticos e da deriva genética) e permitem que os fragmentos de *habitat* dos locais onde ocorreu a extinção local sejam recolonizados. Como vimos no Capítulo 10, os corredores podem ajudar o movimento de muitos tipos de organismos (veja as Figs. 10.22 e 10.23).

Embora os corredores possam resgatar populações em declínio através da adição de novos colonizadores carregando novos genótipos, eles também podem ter efeitos colaterais ruins não intencionais. Por exemplo, eles podem facilitar o movimento de predadores, competidores e patógenos entre os fragmentos de *habitat* em detrimento de uma espécie de interesse para conservação. Por isso, os custos e os benefícios do desenvolvimento de corredores entre fragmentos devem ser examinados antes que os gestores de recursos decidam gastar seu tempo e recursos limitados implementando esta estratégia.

Os corredores são provavelmente mais importantes para aqueles organismos que precisam de uma conexão contínua para se mover entre os fragmentos. Contudo, organismos como aves e insetos voadores podem passar sobre faixas da matriz inóspita e portanto podem não necessitar de um corredor continuamente conectado.[1] Outras espécies podem ser capazes de se mover entre grandes fragmentos de *habitat* favorável se pequenos fragmentos intervenientes estiverem presentes onde possam parar para descansar ou forragear. Estes pequenos fragmentos intervenientes podem ser considerados como **pontos de passagem** dentro da matriz.

A importância dos pontos de passagem para dispersão entre fragmentos foi investigada por Joern Fischer e David Lindenmayer, da Universidade Nacional da Austrália. No estado de New South Wales, sul da Austrália, a paisagem foi historicamente composta de bosques temperados. Hoje, contudo, fotografias aéreas mostram que estes bosques existem somente como fragmentos. Alguns destes fragmentos são muito pequenos — até mesmo tão pequenos quanto uma única árvore. Fischer e Lindenmayer colocaram a hipótese de que estes fragmentos muito pequenos deveriam servir como pontos de passagem para aves viajando entre os fragmentos maiores. Se fosse assim, os pesquisadores raciocinaram, então as aves que voam para um fragmento pequeno deveriam chegar de uma direção, parar brevemente no fragmento para se alimentar e descansar, e então continuar sua viagem na mesma direção. Ao observar a direção de viagem de 87 grupos de aves que chegavam e partiam dos pequenos fragmentos, Fischer e Lindenmayer descobriram que as aves, chegando nos pequenos fragmentos, ou retornavam para sua origem ou continuavam numa trajetória relativamente reta. Essas observações sugerem que as aves estão de fato usando os pequenos fragmentos como pontos de passagem para se moverem entre grandes fragmentos de bosque.

A apreciação do papel dos corredores e dos pontos de passagem tem promovido grandes esforços para preservar tratos de terra que podem facilitar o movimento de organismos entre fragmentos de *habitat*. Atualmente na Índia, por exemplo, o elefante asiático vive em diversas partes e em áreas protegidas do país que são remanescentes fragmentados de *habitat* que uma vez foram contínuos e amplos. O World Land Trust e o Wildlife Trust of India estão trabalhando juntos para proteger importantes corredores entre os *habitats* protegidos, de modo a assegurar a persistência de longo prazo dos elefantes. Embora os elefantes sejam animais carismáticos que conseguem atrair atenção para suas necessidades de conservação, estes corredores provavelmente vão ajudar na conservação de muitas outras espécies na Índia.

A ecologia de paisagem explicitamente considera a qualidade da matriz entre os fragmentos de *habitat*

Como você se lembrará de nossas discussões sobre metapopulações nos Capítulos 10 e 12, uma paisagem pode ser pensada como um conglomerado de fragmentos de *habitat* favoráveis, corredores favoráveis e uma matriz de *habitat* inabitável circundando os fragmentos. Este modelo poderia descrever o caso das ilhas cercadas por oceanos, um ambiente inóspito que muitos organismos terrestres não podem cruzar. Na maior parte das paisagens, contudo, a matriz é composta de *habitats* que variam numa ampla gama de qualidade, tal que um indivíduo pode ser capaz de atravessar ou mesmo viver em alguns daqueles *habitats* menos favoráveis. De fato, uma questão marcante da ecologia de paisagem é a sua ênfase na matriz como uma mistura maravilhosamente complexa de *habitats* que influenciam o movimento dos organismos e dos materiais através da paisagem.

A qualidade da matriz de *habitat* e o movimento entre os fragmentos

Quando pensamos sobre a matriz entre os fragmentos de *habitats* sendo composta de diversos *habitats* que possuem diferentes características, chegamos a diversos *insights* interessantes. Por exemplo, uma matriz que contém *habitats* que são relativamente favoráveis a espécies promoverá o movimento de espécies entre os fragmentos mais favoráveis. Em essência, a matriz inteira poderia servir como uma variedade de corredores que diferem muito em sua capacidade de facilitar o movimento dos organismos entre os fragmentos. A qualidade e o arranjo espacial dos diferentes *habitats* na matriz foi assim denominada **contexto de paisagem**.

Um exemplo da importância do contexto de paisagem vem das investigações de Taylor Ricketts, da Universidade de Stanford. No vale do Colorado, ele mapeou as localizações das pradarias, bosques e salgueiros de florestas de coníferas, e então estudou os movimentos individuais de mais de 6.000 borboletas de 21 espécies. As borboletas, que se alimentam no *habitat* de pradaria, se movem entre aqueles fragmentos voando através de um mosaico de bosques de salgueiros e florestas de coníferas. Ricketts capturou borboletas nos fragmentos de pradaria, escreveu um número de identificação em cada uma delas e as liberou. Ele então as recapturou para determinar se apresentavam uma preferência por se dispersar através dos bosques de salgueiros ou de florestas de coníferas. Em quatro de seis grupos taxonômicos de borboletas que examinou, os indivíduos tinham de 3 a 12 vezes mais probabilidade de se moverem entre as pradarias pelos bosques de salgueiro do que pelas florestas de coníferas. Este estudo gerou uma forte evidência de que os *habitats* que compõem a matriz têm um efeito substancial sobre os movimentos dos organismos entre os fragmentos.

A qualidade da matriz que circunda um fragmento pode também influenciar a probabilidade dos organismos que se movem

[1]Observar que há aves da Mata Atlântica, p. ex., que, embora possam voar, por comportamento herdado não cruzam um espaço de algumas dezenas de metros, e ficam "presas" no fragmento isolado.

para fora e para dentro dela. De fato, o *habitat* adjacente a um fragmento pode ser o que determina, de maneira mais importante, se um organismo se dispersa para colonizar outro fragmento ou não. Considere, por exemplo, uma rã que vive num fragmento de floresta madura e úmida que é favorável aos animais suscetíveis à desidratação, como a rã. Se a matriz circundante é uma floresta se regenerando, com quantidades moderadas de umidade, a rã pode facilmente cruzar através daquela matriz. Contudo, se o fragmento é circundado por uma área urbana quente e seca, composta de asfalto e concreto, a rã provavelmente não entrará na matriz. Assim, ao considerar a dispersão de organismos entre fragmentos, precisamos considerar não apenas o contexto da paisagem, mas também o **contexto de borda**.

A conectividade e a substituição de espécies ao longo do tempo

Se a matriz de *habitat* é adequada o bastante para permitir que os organismos de movam entre os fragmentos, então a proximidade e a abundância de fragmentos deveriam influenciar a proporção de fragmentos ocupados pelo número de espécies que estão presentes neles. Essas características de paisagem deveriam também influenciar as mudanças na composição das espécies num determinado fragmento de ano para ano. Lembre-se, do Capítulo 20, que a composição de espécies de uma comunidade local é determinada pelas extinções dentro da comunidade e pela colonização de fora da comunidade. Embora as condições locais determinem a probabilidade de extinções num lugar, a probabilidade de colonização depende das características na escala regional (paisagem). Assim, as condições locais e regionais deveriam se combinar para determinar a substituição de espécies numa determinada comunidade ao longo do tempo.

Earl Werner e seus colegas, ecólogos de anfíbios na Universidade de Michigan, testaram esta previsão. Eles levantaram 37 alagados no sudeste de Michigan durante o período de sete anos e registraram a presença de 14 espécies de anfíbios larvais. Durante o período de sete anos, o alagado médio foi ocupado por um total acumulado de seis destas espécies, mas em qualquer dado ano, o alagado médio foi ocupado por somente três espécies. Esta descoberta sugere que o conjunto particular de espécies que ocupam um dado alagado muda consideravelmente de um ano para o outro. Como poderiam os fatores locais e regionais representar um papel nestas comunidades altamente dinâmicas?

Werner e seus colegas descobriram que o fator local mais importante na determinação da extinção local era o tamanho do alagado. Alagados menores sustentam populações menores de anfíbios, que estão inerentemente vulneráveis à extinção, e alagados menores têm mais probabilidade de secar antes que as larvas dos anfíbios possam metamorfosear. Após uma extinção local, a probabilidade de uma espécie recolonizar um alagado deve depender do número de outros fragmentos de alagados na paisagem, de sua distância do alagado focal e do número de colonizadores potenciais produzidos por cada fragmento de alagados (os pesquisadores assumiram que todos os *habitats* terrestres entre os alagados eram capazes de ser atravessados). Os pesquisadores determinaram o número de fragmentos de alagados e suas distâncias para cada fragmento focal, a partir de fotografias aéreas, e determinaram o número de colonizadores potenciais a partir de seu levantamento dos anfíbios existentes nos fragmentos focais. Eles combinaram estes três fatores matematicamente em um "índice de conectividade", que representa a abundância de colonizadores potenciais que podem chegar num dado fragmento. Os pesquisadores descobriram que a substituição de espécies anuais num alagado focal estava positivamente correlacionada com o índice de conectividade do alagado (Fig. 25.13a). Também descobriram que a chance de uma espécie ocorrer num alagado focal de um ano para o outro estava positivamente correlacionada com o tamanho da população regional para aquela espécie (Fig. 25.13b).

Assim, enquanto os fragmentos pequenos podem sofrer muitas extinções locais, aqueles fragmentos podem ser facilmente recolonizados se estiverem bem conectados com as populações em torno. Este estudo também mostrou que somente considerando os fatores regionais e locais simultaneamente é que podemos entender como a composição de espécies de uma comunidade muda com o tempo.

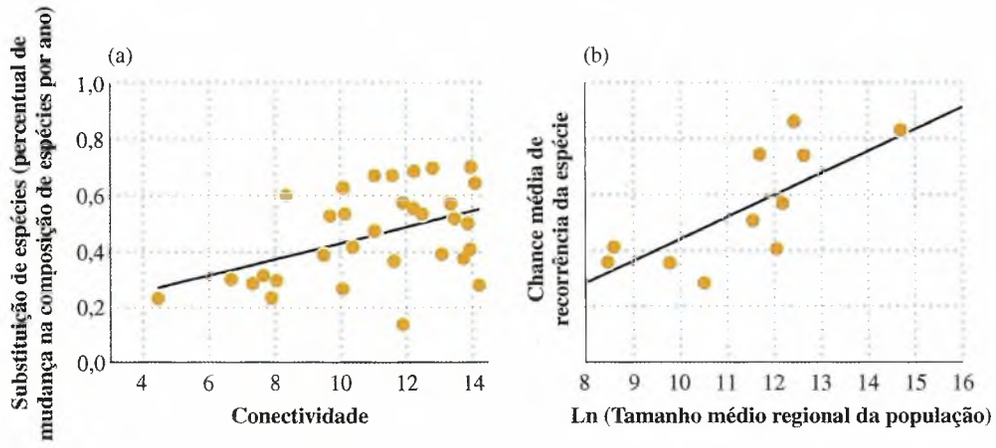


FIG. 25.13 Os fragmentos de *habitat* com maior conectividade têm uma maior substituição de espécies ao longo do tempo. (a) A troca anual de larvas de espécies de anfíbios num fragmento de alagado estava positivamente correlacionada com um "índice de conectividade" representando a abundância de colonizadores potenciais que poderiam chegar naquele fragmento. (b) A chance de qualquer dada espécie ocorrer num alagado de ano para ano estava positivamente correlacionada com o tamanho da população regional para aquela espécie, que corresponde ao número de colonizadores potenciais. Segundo E. E. Werner et al., *Oikos* 1116:1713–1725 (2007).

Espécies diferentes percebem a paisagem em diferentes escalas

É fácil visualizar os mosaicos de paisagem sobre regiões geográficas muito grandes que incluem diversos *habitats* aquáticos e terrestres. Embora isso seja certamente um ponto de partida útil, os mosaicos de paisagem podem também ocorrer em escalas espaciais muito menores. Por exemplo, o mosaico percebido por uma baleia azul cruzando milhares de quilômetros quadrados de um oceano é muito diferente do mosaico que uma borboleta poderia experimentar. Dada esta diferença na escala de percepção entre as espécies, os ecólogos devem considerar a escala na qual medem a avaliação de um *habitat* numa paisagem.

Os ecólogos identificaram dois importantes elementos da escala de paisagem. O primeiro é o grau de resolução na qual se vê a paisagem (denominado **grão**). Este elemento é análogo à resolução de uma fotografia. Se os organismos respondem a uma avaliação de *habitat* de grão fino, então os ecólogos devem medir a avaliação de *habitat* de grão fino, ou perderão detalhes importantes para aquele organismo. O segundo elemento é o tamanho da paisagem de interesse (denominado **extensão**). Se os organismos viajam através de uma grande área, então os ecólogos devem examinar o mosaico de paisagem através de toda a extensão dos movimentos da população. Por exemplo, um rato-saltador-de-bosque usa menos do que 0,004 km^2 de terra, e assim precisaríamos estudar características de grão fino de seu *habitat*, incluindo o local de cada tronco caído, buraco subterrâneo e pequena área gramada, para determinar como o mosaico da paisagem afeta os movimentos destes ratos, mas nosso estudo poderia ter uma extensão relativamente pequena. Os gnus em migração, por outro lado, cobrem mais de 30.000 km^2 por ano. Neste caso, teríamos que examinar a paisagem numa extensão

FIG. 25.14 Os ecólogos de paisagem estudam como os organismos respondem às paisagens em diferentes escalas. (a) O mapa do local para o estudo da mudança de abelhas e como ele é afetado pela proporção de *habitat* seminatural na paisagem. Os círculos representam os 15 sítios de estudo. (b) Quatro sítios de estudos (A–D) com diversas quantidades de *habitats* seminaturais. Os círculos concêntricos marcam as escalas espaciais diferentes examinadas no estudo. De I. Steffan-Dewenter et al., *Ecology* 83:1421–1432 (2002).

muito maior, mas num grau muito mais grosso, incluindo os locais de grandes rios e de extensos campos que recebem as chuvas sazonais o bastante para facilitar o crescimento das gramíneas. Isso não quer dizer que um estudo de grão fino do *habitat* dos gnus não seria útil, mas tempo, dinheiro e pessoal limitados significam que os pesquisadores devem atingir um compromisso entre grão e extensão.

A importância de examinar como os organismos respondem às paisagens em diferentes escalas está brilhantemente ilustrada num estudo de abelhas por Ingolf Steffan-Dewenter e colegas na Universidade de Göttingen, na Alemanha. Usando métodos semelhantes àqueles usados por Cozzi e colegas em seu estudo de borboletas nos Alpes Suíços, eles identificaram 15 sítios de estudo na Alemanha que diferiam na proporção de plantações, floresta e *habitats* seminaturais como campos e campos abandonados (Fig. 25.14). Usando fotografias aéreas e GIS, quantificaram a proporção de *habitats* seminaturais em diferentes distâncias do centro de cada sítio. Então colocaram plantas de flores no centro de cada sítio e contaram as abelhas que vinham polinizar as flores.

Usando estes dados, os pesquisadores procuraram saber quão bem as abundâncias de diferentes tipos de abelhas eram explicadas pelas proporções de *habitats* seminaturais em diversas escalas espaciais. A abundância de abelhas selvagens foi mais bem explicada pela proporção de *habitats* seminaturais em pequenas escalas (num raio de 250 m das flores), enquanto a de mamangabas foi mais bem explicada pela proporção nas escalas médias (750 m), e a abundância da abelha melífera, por aquela nas escalas maiores (3.000 m) (Fig. 25.15). Estes padrões sugerem que as abelhas selvagens, pequenas e solitárias, que voam somente a curtas distâncias, estão restritas aos *habitats* naturais e são influenciadas pelos mosaicos de paisagem numa escala muito menor do que são as mamangabas e as abelhas melíferas maiores, que podem voar a distâncias muito maiores para forragear e ocupar tanto os *habitats* naturais quanto os cultivados.

Estes resultados sugerem que se nós quisermos compreender os movimentos das abelhas selvagens, devemos examinar o mosaico da paisagem numa extensão menor e num grão mais fino do que se tivéssemos interesse nas mamangabas e nas melíferas. Mais genericamente, este estudo ilustra como examinar os dados da paisagem em grão e extensão apropriados nos ajuda a compreender como os mosaicos de paisagem influenciam os organismos, e nos possibilita manejar melhor as espécies que estão vivendo em paisagens crescentemente fragmentadas.

Os organismos dependem de diferentes escalas de paisagem para diferentes atividades e em diferentes estágios da história de vida

Como vimos nos capítulos anteriores, os organismos enfrentam diversos desafios para sua sobrevivência e reprodução. Os animais, por exemplo, devem tomar decisões sobre se acasalar, se alimentar e evitar os predadores. Essas diferentes atividades podem levar os animais através de escalas espaciais amplamente diferentes. As abelhas melíferas alemãs discutidas anteriormente cobrem milhares de metros ao forragear o néctar e o pólen, mas talvez somente uma fração de 1 metro quando alimentando seus ninhos. Analogamente, muitas aves se movem pouco encubando seus ovos, mas então viajam grandes distâncias para coletar alimento para seus novos imaturos. Assim, um animal pode experimentar a paisagem numa ampla gama de diferentes escalas dependendo de suas atividades diárias.

Para alguns organismos, a escala da paisagem que tem significado pode ser muito diferente em diferentes estágios da história de vida. Para os animais como os anfíbios e os insetos, que gastam a parte inicial do seu ciclo de vida nos ambientes aquáticos, o mosaico de paisagem relevante no estágio larval é a abrangência dos *habitats* que estão presentes dentro de um pequeno lago ou alagado. Após a metamorfose, o mosaico de paisagem relevante cobre uma abrangência muito mais ampla de *habitats* terrestres e aquáticos. A situação das plantas é semelhante. O estilo de vida sedentário da maioria das plantas significa que boa parte de suas vidas é gasta experimentando uma paisagem local de pequena escala. Quando as plantas se reproduzem, contudo, a escala da paisagem pode se tornar muito maior. O movimento de seus polens e sementes por longas distâncias, pelo vento ou vetores animais, é dependente dos padrões

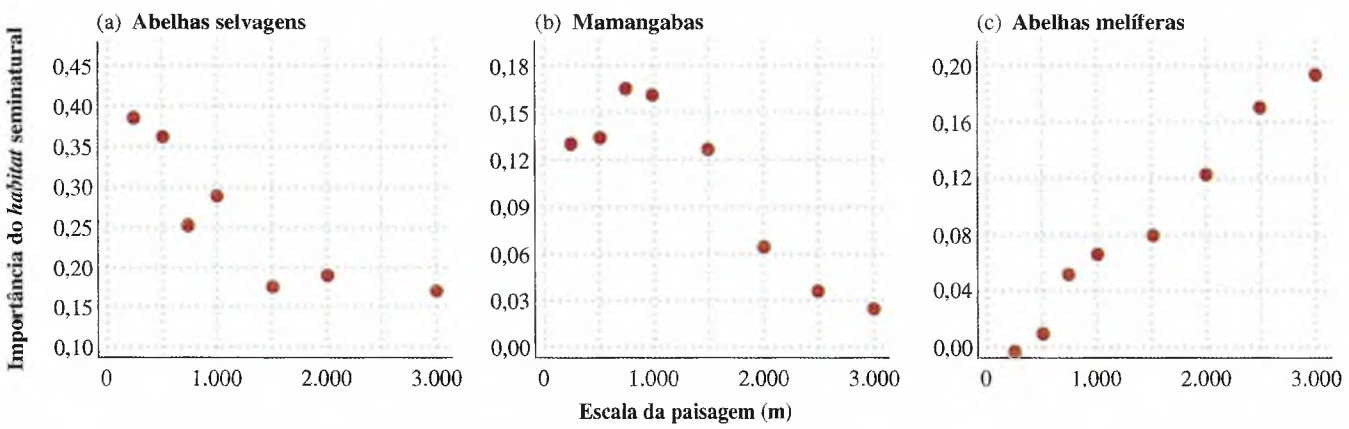


FIG. 25.15 As abundâncias de diferentes tipos de abelhas são explicadas pela proporção de *habitats* seminaturais em diferentes escalas. Para três espécies de abelhas polinizadoras vindo visitar as flores, as correlações entre a abundância das abelhas e a proporção de *habitats* seminaturais na paisagem têm seu melhor ajuste estatístico em distâncias diferentes. Os valores de importância mostrados aqui são valores de melhor ajustamento (r^2) das correlações entre as proporções de *habitats* seminaturais e da abundância das abelhas em cada escala; quanto maior o valor, mais forte a correlação. Segundo I. Steffan-Dewenter et al., *Ecology* 83:1421–1432 (2002).

do tempo, da topografia e da heterogeneidade de *habitat* ao longo de escalas grandes. Estas observações sugerem que a perspectiva de paisagem pode proporcionar fortes *insights*, mesmo para espécies que gastam muito de suas vidas dentro de uma área pequena.

Este capítulo enfatizou os diversos *insights* que podem ser obtidos pela aplicação de uma perspectiva de paisagem à ecologia. As modernas técnicas de mapeamento têm aprimorado nossa capacidade de quantificar a heterogeneidade de *habitat*, que é uma característica tão comum da paisagem. Incluir esta heterogeneidade complexa tem sido muito útil na compreensão das escalas nas quais as diferentes espécies enxergam seu mundo, quanto a fragmentação da paisagem afeta a biodiversidade e quanto a conectividade através dos corredores de *habitat* ajuda na recolonização após uma extinção local. O desenvolvimento da ecologia de paisagem como campo de estudo não apenas nos ajuda a compreender como os processos naturais operam para moldar a natureza, mas também nos oferece um poder preditivo para avaliar como as nossas atividades provavelmente afetarão a biodiversidade da Terra no futuro.

RESUMO

1. Uma paisagem é uma grande área contendo um mosaico de tipos de *habitat* heterogêneo.

2. Os mosaicos de paisagem são em parte o resultado de processos históricos, incluindo tanto os eventos geológicos quanto as atividades humanas.

3. Os mosaicos de paisagem são também moldados por eventos recentes, incluindo catástrofes como incêndios, inundações, furacões e tornados. A natureza fragmentada de seus efeitos ao longo da paisagem é, em parte, uma função da própria paisagem.

4. Os mosaicos de paisagem podem ser influenciados por diversos animais que têm um efeito desproporcional sobre seu *habitat*. Os humanos são os mais impressionantes destes engenheiros de ecossistema.

5. Os mosaicos de paisagem em grandes extensões geográficas podem ser quantificados usando-se sensoriamento remoto, o sistema de posicionamento global (GPS) e sistemas geográficos de informação (GIS).

6. Quando áreas grandes e contínuas de *habitats* são quebradas em fragmentos menores, a perda resultante de área de *habitat* tipicamente causa uma redução na biodiversidade. Outros efeitos de fragmentação, incluindo um aumento no isolamento dos fragmentos e diminuição no tamanho dos fragmentos, podem ter efeitos positivos ou negativos sobre a riqueza de espécies.

7. Para as espécies especialistas de borda, um aumento na fragmentação e nas razões de borda para interior pode causar um aumento na sua abundância.

8. Os corredores de *habitat* e os pontos de passagem conectam os fragmentos de *habitat* e permitem um fluxo de colonizadores e genótipos entre os fragmentos.

9. A ecologia de paisagens explicitamente considera a qualidade da matriz entre os fragmentos de *habitat*. É este contexto de paisagem que determina quão facilmente as espécies se movem entre os fragmentos.

10. Para os fragmentos de *habitats* onde as extinções locais são frequentes, uma conectividade maior aumenta as chances de colonização e aumenta a troca de espécies ao longo do tempo.

11. Enquanto nós normalmente pensamos nas paisagens como *habitats* distribuídos em escalas regionais muito grandes, as diferentes espécies olham seus mundos em escalas muito diferentes. Mais ainda, algumas espécies experimentam escalas muito locais durante uma parte de sua história de vida, mas escalas muito maiores em outras épocas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e contraste GIS e GPS.

2. Por que muitas catástrofes naturais terminam por causar efeitos de fragmentação na paisagem?

3. Por que certos animais são considerados "engenheiros de ecossistema"?

4. Explique como a fragmentação de uma paisagem pode tanto ter um efeito positivo quanto negativo na biodiversidade.

5. Avalie a importância de criar corredores de *habitat* sob dois cenários alternativos: (1) a matriz entre os fragmentos é inabitável para uma espécie; (2) a matriz não é o *habitat* mais favorável para uma espécie, mas não é inabitável.

6. Se a perda de *habitat* que resulta da fragmentação reduz a biodiversidade, como podem algumas espécies de fato aumentar em abundância.

7. Como pode a forma do fragmento afetar a abundância de uma espécie?

8. Por que diferentes espécies percebem um mosaico de paisagem em diferentes escalas espaciais?

LEITURAS SUGERIDAS

Allan, B. F., F. Keesing, and R. S. Ostfeld. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17:267–272.

Cozzi, G., C. B. Müller, and J. Krauss. 2008. How do habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology* 23:269–283.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:487–515.

Findlay, C. S., and J. Houlahan. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11:1000–1009.

Fischer, J., and D. B. Lindenmayer. 2002. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity and Conservation* 11:833–849.

Murphy, H. T., and J. Lovett-Doust. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: Does the matrix matter? *Oikos* 105:3–14.

Plue, J., et al. 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology* 23:673–688.

Ricketts, T. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87–99.

Steffan-Dewenter, I., et al. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432.

Sullivan, S. M. P., M. C. Watzin, and W. S. Keeton. 2007. A riverscape perspective on habitat associations among riverine assemblages in the Lake Champlain Basin, USA. *Landscape Ecology* 22:1169–1186.

Taylor, R. S., J. M. Oldland, and M. F. Clarke. 2008. Edge geometry influences patch-level habitat use by an edge specialist in south-eastern Australia. *Landscape Ecology* 23:377–389.

Tewksbury, J. J., et al. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:12923–12926.

Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:319–344.

Werner, E. E., et al. 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: The role of local and regional factors. *Oikos* 1116:1713–1725.

Biodiversidade, Extinção e Conservação

A população humana tem um imenso impacto na Terra. Há tantos de nós (a população de 2008 de 6,6 bilhões está aumentando numa taxa de quase 2% por ano), e cada indivíduo usa tanta energia e tantos recursos, que nossas atividades influenciam virtualmente tudo na natureza. A maior parte da superfície de terra do planeta, e cada vez mais dos oceanos, está passando ao controle direto da humanidade. Virtualmente todas as áreas nas latitudes temperadas que são adequadas para a agricultura já foram aradas ou cercadas. Em todo o mundo, mais de 35% da área de terra é usada para plantações ou pastos permanentes; hectares incontáveis adicionais são pastados por criações. As florestas tropicais estão sendo derrubadas numa taxa alarmante de 10 milhões de hectares por ano. As regiões subtropicais semiáridas, particularmente na África Subsaariana, têm se transformado em desertos pela sobrepastagem e coleta de madeira para fogo. Os rios e os lagos estão fortemente contaminados em muitas partes do mundo. Os gases das indústrias químicas e a queima de combustíveis fósseis poluem nossa atmosfera.

Nós estamos destruindo nosso ninho, e estamos ainda correndo para explorar mais do que resta para ser tomado. Se não controlada, esta deterioração do ambiente levará a um declínio da qualidade de vida para todos os habitantes humanos da Terra, como já acontece para muitos de nós. Dois bilhões e meio de pessoas, a maioria nos países em desenvolvimento, vivem com menos de dois dólares por dia. Os animais e as plantas com quem compartilhamos este planeta, e dos quais dependemos para todos os tipos de sustento, estão sentindo o impacto da população humana ainda mais. Eles têm sido empurrados para o lado à medida que nos apossamos da terra e do mar como nosso espaço de vida e para a produção de nossa comida. Temos degradado esses ambientes com nossos rejeitos. Muitas espécies sucumbiram à destruição de *habitat*, caça e outras atividades humanas.

A deterioração não precisa continuar. Embora muitos afirmem que nossa população excede o nível sustentável, os humanos podem viver num mundo mais limpo e mais autossustentável. Isso pode acontecer, contudo, somente se nós empreendermos esforços para colocar nossa própria população em equilíbrio com o sustento de outras espécies e os processos ecológicos que nos nutrem. A legislação em muitos países já levou a uma atmosfera e águas mais limpas, a um uso mais eficiente da energia e dos recursos materiais, e ao resgate de espécies

ameaçadas de um declínio ainda maior. Embora a população humana vá continuar a estressar os ecossistemas naturais e a sobrevivência das espécies no futuro, há muitas coisas que podemos fazer para amenizar a condição da biosfera e de seus habitantes não humanos.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A diversidade biológica tem muitos componentes
- O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas
- A extinção é natural, mas a sua taxa atual não é
- As atividades humanas aceleraram a taxa de extinção
- Os projetos de reservas para espécies individuais devem garantir uma população autossustentável
- Algumas espécies criticamente ameaçadas têm sido recuperadas da beira da extinção

Embora nosso conhecimento esteja muito longe da perfeição, a ciência da Ecologia tem muito a dizer sobre desenvolvimento e manejo racional do mundo natural como um sistema sustentável e autorrestaurador. O que nós aprendemos acerca das adaptações dos organismos, da dinâmica das populações e dos processos que ocorrem nos ecossistemas sugere linhas de conduta simples para viver em razoável harmonia com o mundo natural.

Primeiro, os problemas ambientais não serão controlados enquanto a população humana continuar a crescer. A Terra poderia sustentar mais pessoas do que o faz atualmente, mas sua qualidade de vida seria drasticamente reduzida a curto prazo, e haveria pouca perspectiva para uma sustentabilidade de longo prazo. Mesmo nossa população humana atual não pode se manter numa base sustentável. O reflorestamento não pode acompanhar as crescentes demandas por madeira, papel e combustível, e assim vastas quantidades de florestas anteriormente não desmatadas estão sendo coletadas a cada ano. A maior parte dos importantes pesqueiros do Hemisfério Norte colapsou e agora produzem apenas uma fração de sua produção anterior. Grandes áreas de fazendas deterioradas são perdidas para a agricultura a cada ano. A água doce está num suprimento criticamente curto em muitas partes do mundo. À medida que a população humana aumenta, essas demandas sobre o ambiente somente crescerão.

As populações naturais são controladas por fatores dependentes da densidade, que incluem falta de alimento, doenças, predação e conflito social. Esses fatores reduzem a fecundidade ou aumentam a mortalidade, ou ambos, à medida que as populações crescem. Se a população humana caísse sob tais controles externos, o preço do sofrimento humano — doença, fome, guerra — seria enorme. Assim, manter uma qualidade individual de vida com alto nível exigirá, acima de tudo, que os humanos apresentem uma restrição reprodutiva que desafie toda a história da evolução, durante a qual o "ajustamento" tem sido medido em termos de sucesso reprodutivo em vez de qualidade de vida. Somente uma apreciação da economia negativa e das consequências ambientais da superpopulação fará a humanidade valorizar a experiência humana individual sobre o número de filhos à medida que os dois se tornam crescentemente incompatíveis.

Recentemente, educação aprimorada (especialmente para as mulheres), oportunidade econômica e urbanização têm se combinado para reduzir taxas de natalidade e crescimento populacional na maioria das regiões do mundo. De fato, muitos países europeus agora têm crescimento populacional negativo, e o tamanho de família na Ásia e na América Latina tem declinado de uma média de 6 para menos de 3 crianças durante os últimos 50 anos. Somente na África, com um tamanho de família médio acima de 5 e uma taxa de crescimento populacional de 2% ao ano, estas tendências estão atrasadas. Mas embora as taxas de crescimento da população humana estejam declinando globalmente, o uso humano dos recursos não está. A maioria das pessoas aspira a um padrão material mais alto de vida, e as aspirações de bilhões de pessoas colocarão — de fato, já têm colocado — uma tremenda pressão sobre os recursos da Terra. Uma consequência da globalização econômica é que as altas taxas de consumo material e demanda por materiais brutos dos países ricos adiciona estresses ambientais nas nações em desenvolvimento.

Segundo, nosso consumo individual de energia, recursos materiais e alimento que é produzido nos níveis tróficos mais altos deve ser reduzido. A Terra não pode sustentar o uso de recursos e energia no nível agora gozado pelos cidadãos afluentes dos países desenvolvidos. O consumo de energia nos Estados Unidos em 2003 foi, em média, equivalente a quase 8.000 quilogramas de óleo por pessoa. Este nível de consumo é duas vezes o da Inglaterra e de outros países europeus, e quase 30 vezes o nível nos países mais pobres, incluindo o Congo, o Haiti e Myanmar. A eficiência do uso da energia pode ser aumentada e o consumo de supérfluos reduzido sem impactar o conforto ou o prazer da vida. Cada indivíduo humano pode reduzir seu impacto comendo mais baixo na cadeia alimentar (reduzindo o consumo de carne, por exemplo), investindo em tecnologias eficientes em consumo de recursos e energia, dirigindo carros menores e ocupando menores áreas de vida, e vivendo mais próximo do equilíbrio com o mundo físico (p. ex., reduzindo o termostato no inverno e aumentando-o no verão).

Terceiro, embora seja inevitável que a maior parte do mundo caia sob a gestão humana, os ecossistemas deveriam ser mantidos tão próximos de seu estado natural quanto possível, para manter os processos ecossistêmicos naturais intactos e reduzir os custos da água, energia e materiais. Como uma regra geral, quanto menos alterarmos a natureza, mais fácil será sustentar o ambiente numa condição saudável. Por exemplo, como vimos no Capítulo 24, muitas áreas cobertas pelas florestas tropicais são inadequadas para o pasto ou agricultura, porque estas atividades perturbam os processos de regeneração de nutrientes naturais e fazem com que o solo se deteriore. Tais áreas deveriam ser deixadas como reservas de florestas ou áreas recreacionais, ou usadas como exploração sustentável dos produtos da floresta. Analogamente, os desertos podem ser irrigados, e normalmente

se tornam tremendamente produtivos para certos tipos de agricultura. Mas os custos de manter tais sistemas manejados podem se tornar extremamente altos à medida que os solos acumulam sais da irrigação da água e os aquíferos se tornam deplecionados. Viver com a natureza é sempre preferível e menos dispendioso do que trabalhar contra ela.

As atividades humanas também afetam as populações de cada espécie, seja diretamente através da caça, por exemplo, ou indiretamente através da degradação de *habitat* ou introdução de patógenos. As ações humanas têm levado à extinção, ou à ameaça iminente de extinção, muitas espécies. Neste capítulo, consideraremos o desafio de conservar as espécies. No Capítulo 27, discutiremos formas de manter as populações naturais e os processos ecossistêmicos, tal que nossa geração e as futuras se beneficiem dele. As soluções de todos esses problemas estão contidas nos princípios básicos da Ecologia. Devemos lembrar, contudo, que embora as soluções possam ser propostas, a sua implementação exigirá uma ação social, política e econômica organizada.

A diversidade biológica tem muitos componentes

Quase 1.500.000 espécies de plantas e animais em todo o mundo foram descritas e receberam nomes em latim. Os insetos somam cerca de metade delas. Muitas mais espécies, particularmente nas regiões menos exploradas dos trópicos, esperam a descoberta científica. De fato, novas espécies estão continuamente sendo descritas. Por exemplo, uma expedição de 2006 à Nova Guiné, Indonésia, descobriu 20 novas espécies de rãs, 4 de borboletas, 5 tipos de palmeiras e 1 espécie de ave melívora, e redescobriu o canguru-de-manta-dourada, não previamente relatado na Nova Guiné, e que se pensava estar extinto. Alguns especialistas estimaram que as espécies finais do globo podem somar entre 10 e 30 milhões. Tais estimativas podem estar inflamadas, embora a diversidade de bactérias e outros micro-organismos seja provavelmente imensa e desconhecida. Mas não há dúvida de que compartilhamos este planeta com diversos milhões de outros tipos de organismos.

Fazer listas de nomes de espécies é uma forma de tabular a diversidade, mas estas listas representam somente parte do conceito da biodiversidade, que inclui os muitos atributos únicos de todos os seres vivos. Embora cada espécie difira de todas as outras no nome que a ciência assinala para ela, ela também difere na forma de suas adaptações e define seu espaço no ecossistema. As diferentes espécies de plantas, por exemplo, têm tolerâncias diferentes para as condições do solo e de estresse de água, e defesas bem diferentes contra os herbívoros; elas também diferem na forma de crescimento e nas estratégias para polinização e dispersão de sementes. Os animais, também, têm adaptações que definem seu lugar na natureza. Estas variações constituem a **diversidade ecológica**.

A biodiversidade resulta da mudança genética, ou evolução, que subjaz à formação de novas espécies. Como a variação genética é crucial para as respostas evolutivas das populações às mudanças no ambiente, a **diversidade genética**, tanto dentro quanto entre as espécies, é um outro componente importante da biodiversidade. Para muitos tipos de organismos, particularmente as bactérias, o sequenciamento do material genético descoberto nas amostras do solo e da água proporciona uma visão única de sua vasta diversidade.

Todas as espécies estão relacionadas pela descendência evolutiva de ancestrais comuns, algumas recentes e algumas no passado distante. A **diversidade filogenética** leva em conta o grau de relacionamento entre os organismos, dando um peso maior às formas distantemente aparentadas do que à dos parentes mais próximos. Assim, cinco espécies de roedores representam menos diversidade filogenética do que um rato, um morcego, um cervo, um coiote e um macaco. A diversidade ecológica e a diversidade filogenética estão intimamente relacionadas, mas a convergência evolutiva e a diversificação de espécies descendentes de um ancestral recente comum (**radiação adaptativa**) acrescentam complexidade a esses conceitos.

Finalmente, a biodiversidade tem um componente geográfico. As diferentes regiões têm números diferentes de espécies. Se a diversidade fosse uma competição, as florestas pluviais tropicais

(a)

(b)

FIG. 26.1 Muitas ilhas oceânicas abrigam espécies endêmicas. (a) A espada-de-prata havaiana é encontrada somente nas altas elevações do vulcão Haleakala na ilha de Maui, Havaí. (b) Esta tartaruga é endêmica do arquipélago de Galápagos, onde cada ilha tem uma forma distinta. Fotografia (a) por James L. Amos/Peter Arnold; fotografia (b) por R. E. Ricklefs.

e os recifes de coral seriam os óbvios vencedores. Igualmente importante, contudo, é o fato de que a maioria das regiões abriga espécies únicas não encontradas em nenhuma outra parte. As espécies cujas distribuições estão limitadas a pequenas áreas são chamadas de **espécies endêmicas**, e diz-se que as regiões com grande número de espécies endêmicas possuem um alto nível de **endemismo**. Claramente, a conservação de biodiversidade global é mais bem servida dirigindo-se esforços em direção às áreas de alto endemismo bem como de alta diversidade.

As ilhas oceânicas são bem conhecidas por abrigar formas endêmicas; virtualmente todas as aves, plantas e insetos dessas ilhas isoladas, como nos arquipélagos do Havaí e Galápagos, não ocorrem em nenhuma outra parte (Fig. 26.1). Por isso, quando a destruição de *habitat*, a caça ou a introdução de espécies alienígenas resultam numa perda das populações locais nesses lugares, aquela perda provavelmente significa uma extinção global. Os depósitos de fósseis mostram que mais da metade das aves das Ilhas do Havaí desapareceram desde que a colonização humana se instalou nas ilhas. Aquelas aves não ocorriam em nenhuma outra parte; agora elas se foram para sempre. Assim foi com o Dodô, uma ave gigante que não voava, conhecida somente da ilha de Mauritius no Oceano Índico, extinta desde meados dos anos 1600. A vaca-do-mar-de-steller (um parente gigante dos dugongos e do peixe-boi), que era endêmica do Mar de Bering, extinguiu-se em 1768, menos de 30 anos depois de ter sido descoberta pela primeira vez e "caçada" pelos europeus.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Identificando os *hotspots* da biodiversidade para a conservação. Algumas áreas relativamente pequenas do mundo possuem números excepcionalmente grandes de espécies. É provável que as áreas conhecidas pela sua riqueza em espécies de grandes plantas, aves, mamíferos e répteis também sejam ricas em espécies que pertencem a grupos menos presentes. Norman Myers, da Universidade de Oxford, e seus colegas identificaram 25 *hotspots* ("pontos críticos") de biodiversidade em todo o mundo, que eles então propuseram para uma consideração especial em termos de conservação (Fig. 26.2). As fronteiras dos *hotspots* são relativamente fáceis de estabelecer para lugares como as ilhas das West Indies, Madagascar e Nova Caledônia. Nos continentes, as fronteiras dos *hotspots* normalmente correspondem às fronteiras de importantes biomas, como a vegetação do Cerrado do Brasil e a região climática mediterrânea do sul da Europa e norte da África. Para se qualificar como *hotspot*, uma região deve ter um alto nível de endemismo.

A vegetação natural remanescente em todos os *hotspots* identificados por Myers ocupa somente 1,4% da área total de terra do planeta, embora esses *hotspots* contenham cerca de 44% de todas as espécies de plantas e 35% de todas as espécies de vertebrados terrestres. Eles são também regiões de rápida destruição de *habitat*, onde uma alta proporção de espécies está ameaçada com populações em declínio ou em extinção. Dentro dessas áreas de *hotspots*, uma média de 88% da vegetação natural já desapareceu.

Myers enfatizou que o endemismo deveria ser o critério chave usado para classificar o valor de conservação de uma área. Em apoio a esta proposta, uma análise por David Orme, do Imperial College de Londres, e seus colegas sobre a distribuição das espécies de aves do mundo mostrou que as regiões de alta riqueza de espécies não contêm necessariamente os números mais altos de espécies ameaçadas ou endêmicas (Fig. 26.3). Por exemplo, a parte oeste da Bacia Amazônica tem a mais alta riqueza de

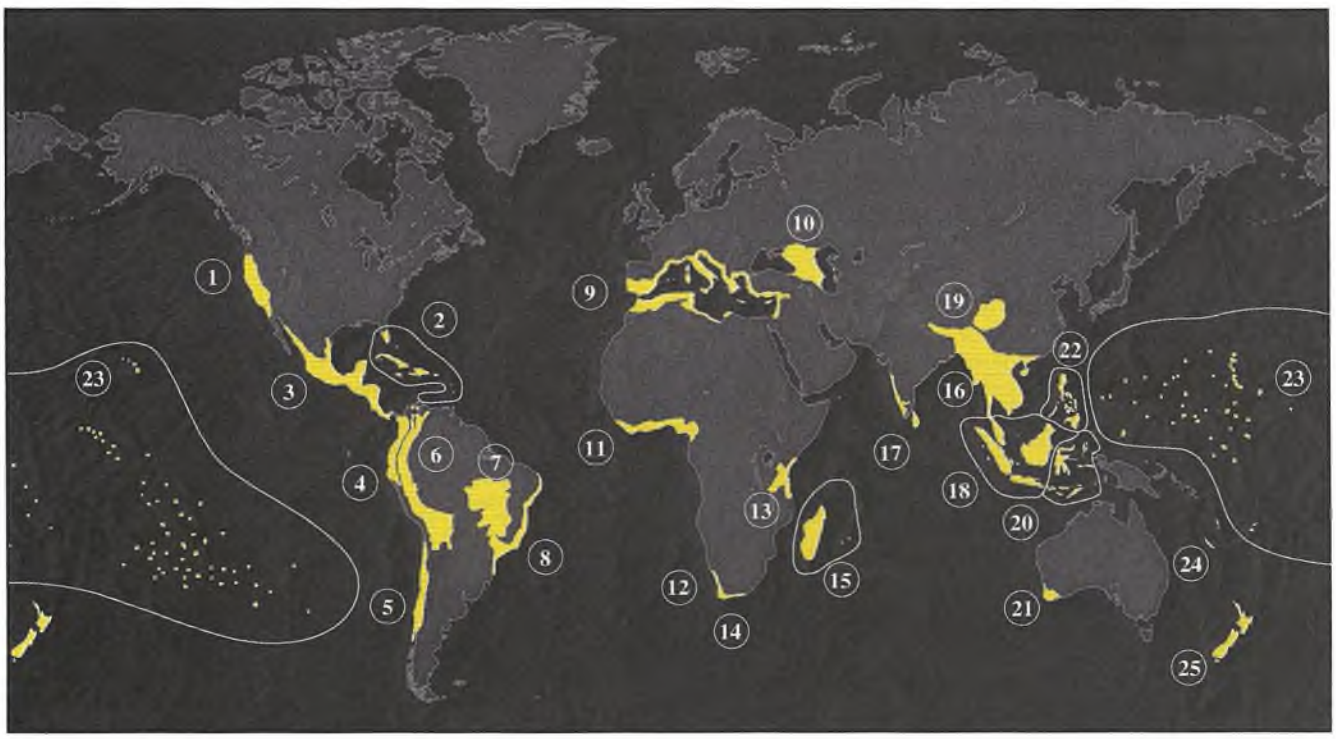


FIG. 26.2 Vinte e cinco *hotspots* de biodiversidade foram identificados em todo o mundo. Essas áreas estão recebendo uma consideração especial em relação aos esforços de conservação. Os *hotspots* podem incluir regiões inteiras, como as West Indies (2), ou as Ilhas Sunda (18), ou podem focalizar-se em ambientes específicos, tais como o Cerrado da América do Sul (7), uma vasta região de bosques e savanas, ou áreas localizadas de grande diversidade e endemismo, tais como a Província Florística do Cabo (14) da África do Sul. Segundo N. Myers et al., *Nature* 403:853–858 (2000).

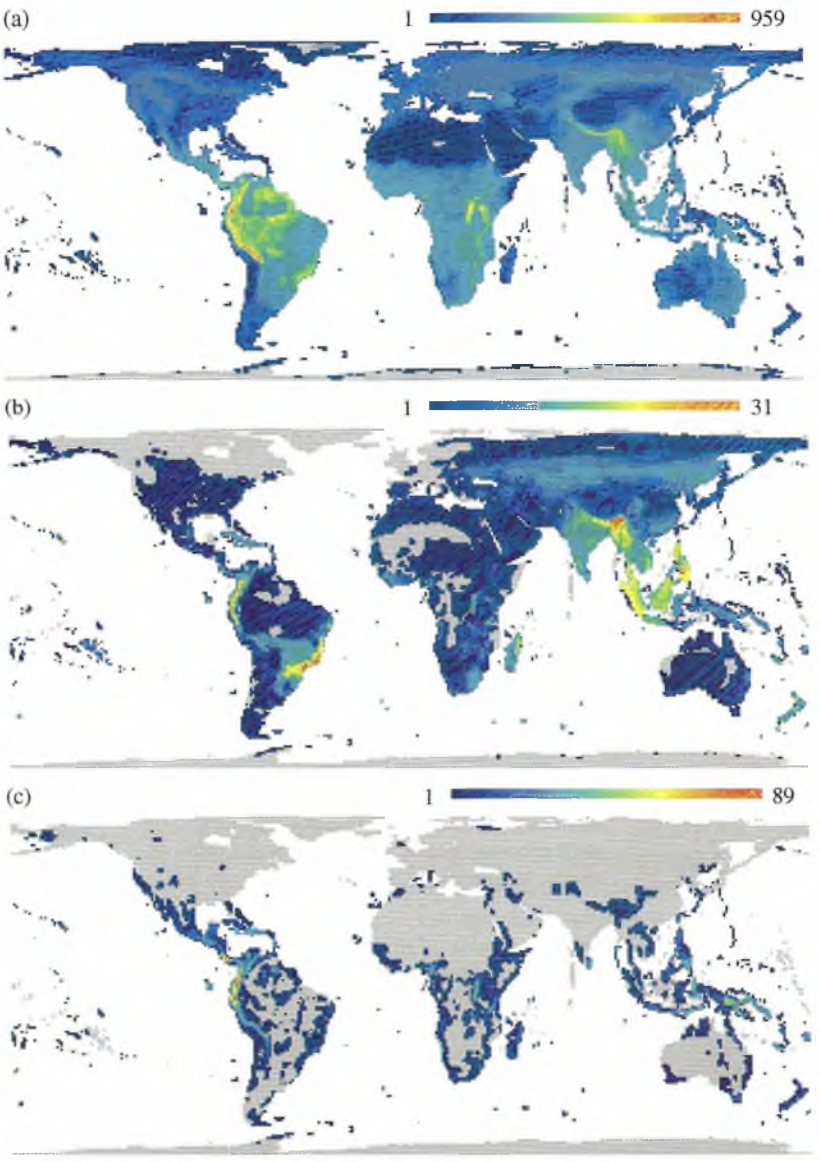


FIG. 26.3 As áreas de alto endemismo não necessariamente coincidem com uma alta riqueza de espécies. (a) A distribuição global da riqueza de espécies totais de aves. (b) A distribuição global de espécies de aves ameaçadas com extinção (categorias da IUCN de criticamente ameaçada, ameaçada e vulnerável). (c) A distribuição global de espécies de aves endêmicas (aquelas ocorrendo em menos de 30 quadrados numa malha de 1°). A escala de cor acima de cada mapa é linear de uma espécie para até o máximo mostrado. Segundo C. D. L. Orme et al., *Nature* 436:1016–1019 (2005).

espécies de aves (e a maior parte de outros organismos) no planeta, mas suas espécies tendem a estar bem espalhadas ao longo da América do Sul Tropical, e relativamente poucas estão em perigo de extinção. Por outro lado, as espécies de aves dos Andes e da Mata Atlântica do Brasil tendem a ter distribuições mais estreitas. Além de ter altas proporções de espécies endêmicas, essas áreas têm sido mais amplamente transformadas pelas atividades humanas, enquanto grandes partes da Bacia Amazônica permanecem relativamente intocadas por causa de sua localização remota.

Richard Cincotta e seus colegas no Population Action International têm apontado que os *hotspots* de biodiversidade de Myers também tendem a ter densidades populacionais humanas acima da média, combinadas com altas taxas de crescimento populacional. Em 2000, mais de 1,1 bilhão de pessoas — quase 20% da população humana — viviam em 12% da área de terra do planeta incluída nos *hotspots*, e a taxa de crescimento médio dessas populações era de 1,8% ao ano. Entre as áreas mais densamente povoadas estão o sul da Índia e do Sri Lanka, as Filipinas e as West Indies. As taxas de crescimento populacional são particularmente altas nos Andes Colombianos, Equador e Peru, em Madagascar e no oeste da África. Cada uma dessas áreas apresenta desafios de conservação especiais urgentes. As três grandes áreas selvagens tropicais — a Bacia Amazônica da América do Sul, a Bacia do Congo da África e a Nova Guiné — têm baixas densidades populacionais no presente, mas altas taxas de crescimento populacional, devido em grande parte à imigração. Do ponto de vista da conservação da biodiversidade, os *hotspots* identificados por Myers e seus colegas são lugares lógicos para focalizar a conservação e os esforços de manejo.

O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas

A taxa de desaparecimento de certos tipos de espécies, particularmente aquelas mais vulneráveis à caça, poluição e destruição de *habitat*, está provavelmente agora mais alta do que em toda a história da Terra. Algumas estimativas sugerem que mais de uma espécie desaparece por dia, a maioria delas insetos de florestas pluviais tropicais. Esta perda acelerada de espécies está

diretamente conectada com o crescimento e as capacidades tecnológicas da população humana.

Por que ligar? Que preocupação é essa nossa com o desaparecimento de uma espécie de abelha em um canto remoto da América do Sul? Muitas espécies já se foram. Nós realmente sentimos falta delas? De fato, a extinção ocorre normalmente nos sistemas naturais. Por que deveríamos tentar parar isso?

Responsabilidade moral

Para muitas pessoas, a extinção levanta uma questão moral. Algumas assumem que, como a humanidade afeta toda a natureza, é nossa responsabilidade moral proteger a natureza. Se a moral deriva de uma lei natural — isto é, se a moral é intrínseca à vida ela própria — então devemos presumir que os direitos dos indivíduos e das espécies não humanas são tão legítimos quanto os da sociedade humana. Naturalmente, nenhuma espécie tem garantido um direito à existência perpétua, assim como a nenhum humano é garantida a imortalidade. Mas a extinção através de caça, poluição e destruição de *habitat* irrestritas e disseminação irresponsável de doenças é considerada por muitos como assassinato, genocídio e outras violações de direitos humanos.

Benefícios econômicos

O valor de cada espécie pode ser questionado do ponto de vista de seus benefícios econômicos para a humanidade. Cada espécie tem óbvia importância econômica como recursos alimentares, caça e fontes de produtos naturais, drogas e químicos orgânicos (Fig. 26.4). Por exemplo, mais de 100 drogas médicas importantes (incluindo a codeína, a colchicina, a digitalina, a L-dopa, a morfina, a quinina, a artimesinina, a estricnina e a vimblastina) são extraídas diretamente de plantas com flores. Estas drogas são responsáveis por cerca de um quarto de todas as prescrições feitas nos Estados Unidos.

Algumas espécies de plantas e animais de importância econômica são cultivadas ou domesticadas e então seletivamente reproduzidas para aumentar suas qualidades valiosas. Estas espécies não estão em perigo de extinção, mas abrir espaço para seu cultivo em alta escala tem normalmente ameaçado outras espécies percebidas como de menor valor. Um exemplo é o clássico conflito entre os rancheiros de carneiros e os lobos, que ocasionalmente matavam carneiros e outras criações. Por causa do valor econômico da criação de carneiros, os lobos foram eliminados da maior parte da América do Norte, frequentemente com recompensa sobre suas cabeças. Frequentemente acontecia que manadas de cervos e outros herbívoros se tornavam tão grandes que danificavam o ambiente, incluindo, ironicamente, seu valor para o pasto dos carneiros. O ponto é que associar um valor econômico para uma espécie favorece algumas outras e normalmente não resolve a questão de conservar a biodiversidade num sentido geral.

Em muitos sistemas de contabilidade, assume-se que os ganhos econômicos de curto prazo de converter sistemas naturais para usos humanos (como a conversão de florestas em plantações), ou de recursos naturais sobre-explorados (como a pesca intensa das populações de bacalhau do Atlântico), sobrepujam qualquer valor de longo prazo de conservar o sistema natural para um benefício econômico sustentável. O valor de espécies e *habitats* conservados normalmente só se torna aparente quando os custos de longo prazo da sobre-exploração ou da conversão de *habitat* são adequadamente levados em conta.

Um alto valor pode ser colocado em determinadas espécies porque elas atraem turistas para uma área. A prática de visitar uma área para ver *habitats* intocáveis e animais e plantas que vivem lá é denominada de **ecoturismo**. Muitos países tropicais têm capitalizado esta atração estabelecendo parques e sustentando serviços para o turismo. Na América Latina, os quetzals, as araras e os macacos atraem turistas para áreas onde essas espécies estão protegidas. A diversidade, ela própria, é frequentemente uma atração em florestas pluviais tropicais e recifes de coral, com suas centenas de diferentes espécies de árvores, aves, corais ou peixes.

No leste da África, os leões, os elefantes e os rinocerontes têm grande valor por causa dos dólares, libras, euros e iens do turismo que eles trazem para os países que precisam muito de moedas estrangeiras (Fig. 26.5). Infelizmente, existe conflito entre aquelas poucas pessoas que caçam os elefantes por seu marfim e os rinocerontes por seus chifres e os muitos que têm prazer em vê-los. A intensidade da caça foi revelada num estudo de um parque nacional na Zâmbia, onde a fração de elefantes fêmeas sem marfim aumentou de 10% em 1969 para 38% em

FIG. 26.4 Muitas espécies têm valores econômicos para os humanos. Os mercados públicos nos países tropicais, como este em Nairóbi, Quênia, oferecem centenas de variedades de produtos vegetais locais, tais como frutos, fibras e plantas medicinais. Muitos desses produtos são coletados de ecossistemas naturais, outros de espécies cultivadas localmente ou por todo o mundo. Fotografia de R. E. Ricklefs.

FIG. 26.5 A biodiversidade pode atrair turistas para uma área. A diversidade inspiradora da vida selvagem na África é boa parte de seu atrativo para determinadas espécies. Em nenhuma outra parte pode-se ver a zebra-de-grevy (*Equus grevyi*, fotografada aqui) ou dúzias de outros grandes mamíferos em seus ambientes naturais. Muitas dessas espécies estão ameaçadas: a população da zebra-de-grevy na África caiu de 70% para uns poucos 2.000 indivíduos entre 1977 e 1988, e sua recuperação está dificultada pela competição com a criação doméstica e a sobrepastagem de suas terras de alimentação. Fotografia de R. E. Ricklefs.

1989, consequência direta da caça ilegal de marfim seletiva. Não ter dentes nas fêmeas é um atributo genético, e como os caçadores matam somente os indivíduos com marfim, a caça favorece fortemente uma população sem marfim. Uma mudança na frequência de um atributo de 10% para quase 40% em uma geração sugere uma forte seleção de fato.

O ecoturismo tem sido responsável pelo desenvolvimento e a manutenção de um número crescente de parques e reservas em muitas partes do mundo. Seu impacto se expandirá à medida que mais pessoas se tornem conscientes da gratificação que vem de experimentar a natureza diretamente. A capacidade do ecoturismo em conferir valor às espécies é, contudo, finita. As pessoas têm dinheiro limitado para gastar, e um mero aumento no sistema de reserva não necessariamente gerará mais turismo. Além do mais, algumas áreas de imensa importância biológica, com alta diversidade e endemismo, não são atraentes como destinos ou são inacessíveis para a maioria dos turistas. Os desertos, as regiões semiáridas, muitas ilhas e a maioria dos ecossistemas marinhos caem nesta categoria. Mais ainda, a maioria das espécies simplesmente não são interessantes ou mesmo perceptíveis para o público em geral. Sua preservação dependerá de viver em associação com espécies mais valiosas — as assim chamadas **espécies-bandeira**, como os pandas-gigantes, os guepardos ou as tartarugas-de-couro — ou *habitats*.

Indicação de qualidade ambiental

Cada espécie pode ter um considerável valor como indicador de uma mudança ambiental mais ampla e de alcance mais longo. Durante as décadas de 1950 e 1960, as populações de muitas aves predadoras e piscívoras nos Estados Unidos, particularmente o falcão-peregrino, a águia-americana, a águia-pescadora e o pelicano-marrom, declinaram drasticamente. Diversas destas espécies desapareceram de grandes áreas, e o falcão-peregrino, de todo o leste dos Estados Unidos. As causas do declínio dessas populações foram rastreadas até a poluição dos *habitats* aquáticos por produtos decompostos (resíduos) do DDT, um pesticida amplamente usado para gerar um benefício imediato no controle das pragas de plantações e vetores de mosquito da malária após a Segunda Grande Guerra. A produção em todo o mundo do pesticida durante a década de 1970 foi cerca de 70.000 t/ano. Infelizmente, os resíduos do pesticida resistem à degradação e entram nas cadeias alimentares aquáticas, onde se acumulam nos tecidos gordurosos dos animais e se concentram a cada passo da cadeia alimentar. As altas doses consumidas pelas aves predadoras interferem com sua fisiologia e reprodução, tornando as cascas dos ovos excessivamente finas e causando a morte dos embriões (Fig. 26.6). O sucesso da reprodução despencou, e as populações em seguida.

A população do peregrino foi um indicador sensível da saúde geral do ambiente. Seu sumiço disparou o alarme para os ambientalistas; em 1962, Rachel Carson alertou sobre uma "primavera silenciosa" quando nenhuma ave restaria para cantar. A Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (U.S. EPA) respondeu banindo o DDT e pesticidas relacionados em 1972, e as companhias químicas têm desde então imaginado alternativas que tenham efeitos menos drásticos no ambiente. De fato, o DDT vem também perdendo muito de sua eficiência na América do Norte e em toda parte, à medida que as populações de mosquitos e outras pragas de insetos desenvolveram resistência a ele. A águia-americana e a águia-pescadora estão sendo avistadas novamente, e graças à ajuda de dedicados biólogos, que criaram aves obtidas de outras partes da abrangência geográfica e as liberaram no leste dos Estados Unidos, o falcão-peregrino tem ensaiado um retorno. Isto foi uma grande vitória, não somente para o peregrino e a causa da conservação das espécies, mas também para a qualidade geral do nosso próprio ambiente, porque a população do peregrino não poderia ser salva até que o uso do DDT, que afeta muitas espécies, fosse banido. O DDT continua a ter utilidade em alguns locais — por exemplo, dentro de casas em países tropicais para controlar os vetores do mosquito da malária — mas seu uso, e o de outros pesticidas com resíduos persistentes, tem declinado tremendamente sob uma regulação mais rigorosa e uma consciência do público de seus perigos potenciais.

FIG. 26.6 As aves predadoras eram importantes bioindicadores dos efeitos do DDT. A casca destes ovos quebrados no ninho de um pelicano-marrom estavam afinadas pelos resíduos do pesticida DDT. Os pelicanos se alimentam alto na cadeia alimentar, de peixes nos estuários e outras águas costeiras. Fotografia de Betty Anne Schreiber/Animals Animals.

A manutenção da função ecossistêmica

A diversidade de espécies pode ter um valor intrínseco para estabilizar o funcionamento dos ecossistemas. Diversos estudos experimentais sugerem que sistemas mais diversos são mais capazes de manter uma alta produtividade em face de uma variação ambiental. Por exemplo, David Tilman e J. A. Downing, da Universidade de Minnesota, usando áreas experimentais da pradaria de Minnesota contendo diferentes números de espécies de plantas, demonstraram que uma seca severa reduziu a produção da biomassa nas áreas de alta diversidade menos do que nas de baixa (Fig. 26.7a). Tais resultados podem ser explicados pelo fato de que sistemas de densidade mais alta têm mais probabilidade de incluir espécies que podem resistir a estresses específicos. À medida que o ambiente muda, espécies diferentes podem assumir o papel de produtores predominantes num ecossistema. É menos provável que tais trocas entre as espécies ocorram em ecossistemas menos diversos. Experimentos controlados por comunidades artificiais estabelecidas em pequenas áreas ou em microcosmos de laboratório analogamente mostram que aumentar o número de grêmios funcionais entre os produtores primários ou aumentar o número de conexões na cadeia alimentar aumenta a produtividade do ecossistema e a instabilidade em face de uma variação ambiental (Fig. 26.7b).

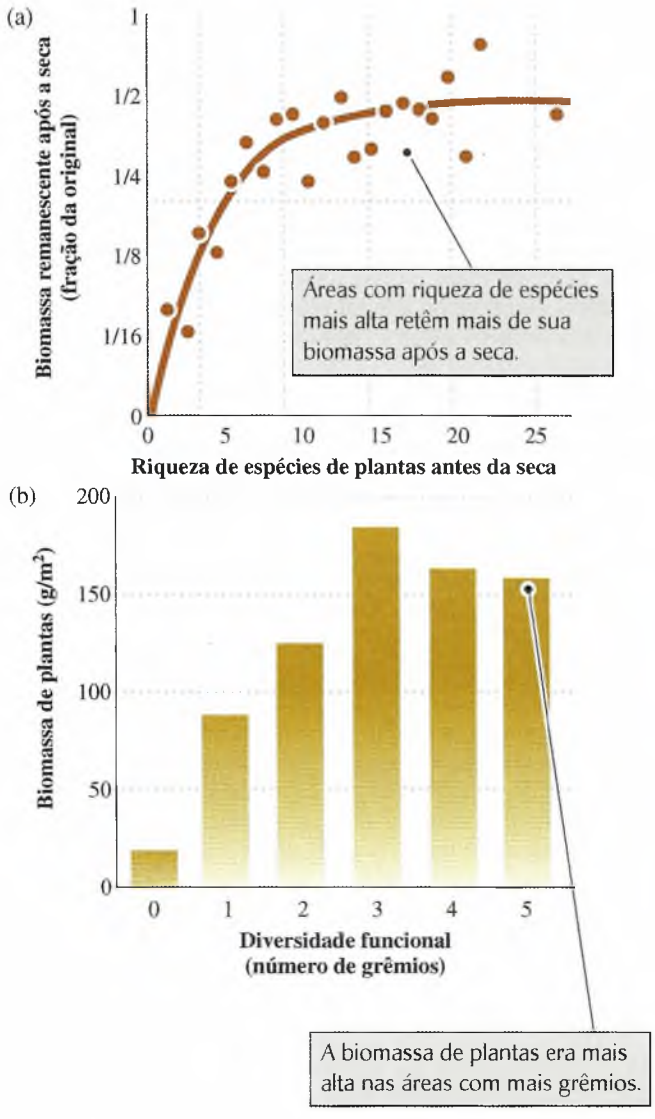


FIG. 26.7 Os ecossistemas diversos são mais produtivos e resistentes à perturbação. (a) O efeito da riqueza de espécies de plantas em áreas de pradaria antes de uma seca sobre a biomassa de plantas e após a seca. (b) A biomassa das plantas nas áreas experimentais artificialmente semeadas em relação ao número de grêmios (anuais de início de estação, anuais de fim de estação, gramíneas perenes, forbiáceas perenes e fixadoras de nitrogênio). Segundo D. Tilman e J. A. Downing, *Nature* 367:363–365 (1994) e D. Tilman et al., *Science* 277:1300–1305 (1997).

Como vimos na nossa discussão da estrutura de comunidade (Capítulo 18), algumas espécies, especialmente os predadores do topo da cadeia, agem como elementos-chave nas comunidades ecológicas, e sua perda pode levar a mudanças dramáticas na estrutura da comunidade e do funcionamento do ecossistema. A remoção da maior parte dos lobos, ursos e leões-da-montanha na América do Norte, por exemplo, resultou numa sobreabundância de cervos. Sem a predação sobre os cervos, eles tornaram-se tão numerosos que desnudaram florestas de sua vida vegetal, colocando suas próprias populações em condições ruins com um efeito negativo sobre a vida selvagem e os *habitats* naturais. Uma consequência para os humanos tem sido um aumento no número de acidentes com automóveis (mais da metade de 1 milhão em 2003, resultando em cerca de 100 mortes, 10.000 feridos e mais de 1 bilhão de dólares em danos a veículos) e um aumento na transmissão de doenças de carrapatos, tais como a doença de Lyme (20.000 casos por ano). Em casos extremos, a remoção de um predador-chave pode levar a um colapso total de um ecossistema.

Este resumo básico ilustra por que devemos valorizar a biodiversidade e conservá-la. Mas o que acontece se nossos valores conflitantes não são resolvidos em favor da preservação da biodiversidade?

A extinção é natural, mas a sua taxa atual não é

A extinção é uma grande preocupação dos conservacionistas porque representa o desaparecimento de linhagens evolutivas que não podem nunca mais ser recuperadas. Naturalmente, os sistemas ecológicos de fato continuam a funcionar após a perda de espécies, à medida que retroalimentações ecológicas compensam as mudanças na produção e nas interações das espécies. Contudo, a atual taxa de declínio e perda de espécies, local ou globalmente, é um indicador forte de que muitos sistemas ecológicos estão de fato se deteriorando, descrita de forma melhor no Capítulo 27. Os humanos já causaram a extinção de muitas espécies, e a taxa da perda de espécies provavelmente vai acelerar. Para efetivamente confrontar este problema, precisamos compreender as causas básicas da extinção.

Será útil para nós distinguirmos três tipos de extinção. À medida que os ecossistemas mudam através dos milhares e milhões de anos em resposta às mudanças no clima e nas paisagens, algumas espécies desaparecem e outras assumem seus lugares. Esta substituição de espécies, numa taxa relativamente baixa, é conhecida como **extinção de fundo**. Parece ser uma característica normal dos sistemas naturais.

A **extinção em massa** se refere à morte de um grande número de espécies devido a catástrofes naturais. Os furacões, as erupções vulcânicas e os impactos de meteoros acontecem ocasio-

nalmente, e as espécies que estejam em seu caminho podem desaparecer. Algumas dessas catástrofes têm consequências locais; outras afetam o planeta inteiro.

A **extinção antropogênica** — extinção causada pelos humanos — é semelhante à extinção em massa no número de táxons afetados, em suas dimensões globais e na sua natureza catastrófica. A extinção antropogênica difere da extinção em massa, contudo, no sentido de que suas causas teoricamente estão sob nosso controle.

A maior parte da informação sobre a extinção de fundo vem do registro fóssil, que revela o surgimento e o desaparecimento de espécies através do tempo geológico. As durações de vida das espécies no registro fóssil variam de acordo com o táxon, mas geralmente caem dentro do intervalo de 1 a 10 milhões de anos. A dinâmica da especiação e extinção revelada pelas reconstruções filogenéticas baseadas nas sequências de DNA das espécies vivas geralmente corrobora estas estimativas. Assim, em média, a probabilidade de que uma determinada espécie se extinguirá num único ano está no intervalo entre 1/1.000.000 e 1/10.000.000. Se, como as estimativas conservadoras têm colocado, algumas de 1 a 10 milhões de espécies habitam a Terra, a taxa de extinção de fundo seria de cerca de uma extinção de espécie por ano.

As extinções em massa ocupam o extremo do espectro. As catástrofes naturais podem causar o desaparecimento de uma proporção substancial de espécies local ou globalmente, dependendo da severidade e da extensão geográfica da catástrofe. As catástrofes locais incluem secas prolongadas, furacões de grande força e erupções vulcânicas. Quando Cracatoa, uma ilha vulcânica das East Indies, explodiu em 1883, nenhum organismo foi deixado vivo; os que por acaso sobreviveram à explosão inicial foram queimados sob uma grossa camada de restos de cinzas vulcânicas (veja o Capítulo 19). Não temos como saber se qualquer espécie desapareceu nesta catástrofe, porque a diversidade da ilha não havia sido levantada antes da explosão, mas qualquer espécie que fosse endêmica da ilha certamente se extinguiu.

Acredita-se que alguns eventos de extinção em massa aparentes no registro fóssil tenham sido causados pelo impacto de grandes cometas ou asteroides (coletivamente denominados de *bólidos*). Grandes impactos de bólidos com efeitos globais têm ocorrido em intervalos de 10 a 100 milhões de anos ao longo da história da vida. Um exemplo espetacular ocorreu no fim da era Mesozoica (período Cretáceo). Este impacto é o mais famoso por causar a extinção dos dinossauros, mas outros grandes grupos desapareceram também, incluindo o molusco predador semelhante ao náutilus chamado de amonita (Fig. 26.8). A causa de uma extinção ainda maior no fim da era Paleozoica (período Permiano), na qual talvez 95% das espécies de numerosos táxons mais altos desapareceram, é menos certa. Qualquer que tenha sido, essas extinções foram associadas com eventos catastróficos pontuais.

E a extinção antropogênica? Seremos olhados como um "bólido humano" em termos de nosso impacto na biodiversidade? Bem, não ainda. As taxas de extinção em muitos grupos (particularmente entre os grandes animais caçados para alimento e entre as formas de vida) estão muito acima dos níveis de fundo, e muito mais eventos de extinção têm indubitavelmente ficado sem registro. Contudo, se a humanidade se tornar um desastre para a biodiversidade global, toda a força de seu impacto virá no futuro. Mais importante, um tal desastre é prevenível. Examinar as causas da extinção nos capacitará a ver por que isso é assim.

FIG. 26.8 A segunda maior extinção em massa da Terra ocorreu no fim do período Cretáceo. Os dinossauros e outros grupos, incluindo as amonitas, das quais um fóssil está fotografado acima, se extinguiram devido aos efeitos globais do impacto de um bólido. Fotografia de Kerry Givens/Bruck Coleman.

As atividades humanas aceleraram a taxa de extinção

As populações desaparecem quando as mortes excedem os nascimentos durante um período prolongado. Isso é muito óbvio, mas esta verdade também enfatiza que a extinção pode resultar de diversos mecanismos que influenciam os processos de nascimento e morte numa população. Também foi estabelecido que a extinção representa uma falha em se adaptar a condições mutantes, seja porque as mudanças ocorrem muito rapidamente ou porque uma população é incapaz de responder a elas.

O *status* de conservação das espécies tem sido avaliado de diversas formas, mais notavelmente na Lista Vermelha da International Union for the Conservation of Nature (IUCN, União Internacional para Conservação da Natureza). O esquema de classificação da IUCN reconhece diversos níveis de risco de extinção, classificados do mais em perigo como criticamente ameaçado, ameaçado e vulnerável. As espécies *criticamente ameaçadas* são aquelas cujos números diminuíram, ou se espera que diminuam, por 80% dentro de 3 gerações; acima de 3.000 espécies em todo o mundo foram colocadas nesta categoria. As espécies *ameaçadas* incluem cerca de 5.000 espécies em risco de se tornarem extintas porque suas populações estão pequenas, seus *habitats* críticos estão ameaçados ou estão em iminente risco de predação ou doenças. Pelo menos no extremo menos crítico da escala de ameaça, as espécies *vulneráveis* incluem cerca de 8.000 espécies que devem se tornar ameaçadas a menos que os fatores que as ameaçam mudem.

Um levantamento de Theodore C. Foin, da Universidade da Califórnia em Davis, e seus colegas descobriu diversas causas que explicam os declínios populacionais das espécies ameaçadas nos Estados Unidos. A causa primária foi (1) redução e modifi-

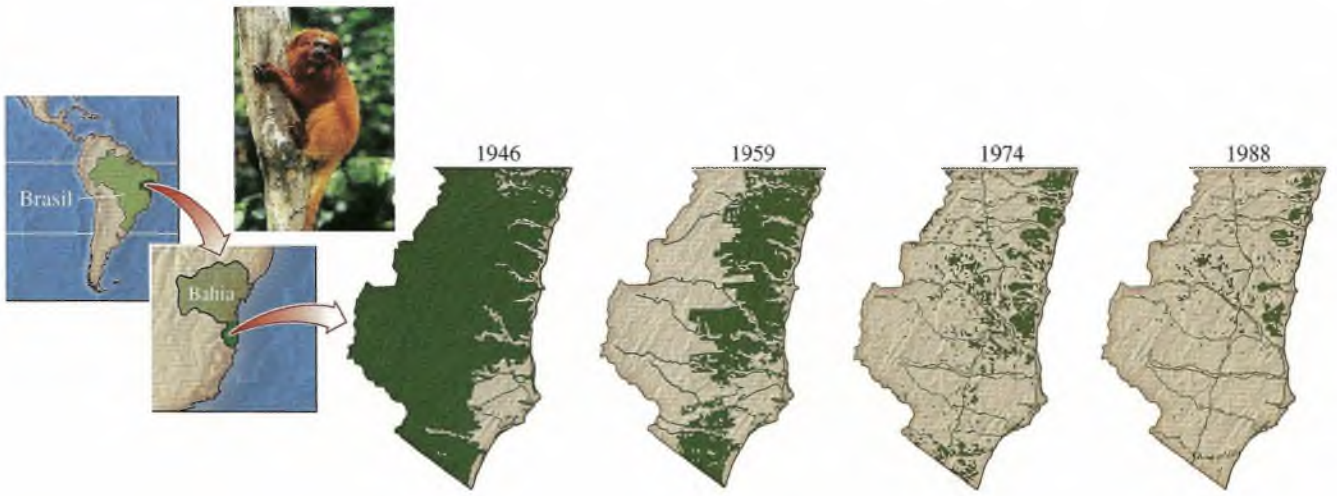


FIG. 26.9 As florestas costeiras atlânticas do Brasil (Mata Atlântica) foram reduzidas a uma pequena fração da sua extensão original. Esses mapas documentam a eliminação da Mata Atlântica no estado da Bahia, Brasil, durante os últimos 60 anos. Diversas espécies endêmicas desapareceram dessa área, e outras, como o mico-leão-dourado, estão gravemente ameaçadas.[1] Mapas de J. R. Mendonça, Projeto Mata Atlântica Nordeste, Convênio CEPLAC/New York Botanical Garden; fotografia de Tom McHugh/Photo Researchers.

[1]N.R.T.: O mico-leão-dourado encontra-se em franca recuperação.

cação de *habitat* (67% dos casos), (2) tamanho de população pequeno, (3) sobre-exploração e (4) introdução de espécies. Claramente, a conversão de *habitats* naturais para uso humano e a exploração de recursos naturais inadvertidamente reduzem as populações de muitas espécies até o ponto no qual elas não podem mais se sustentar.

Perda de *habitat* e fragmentação

A redução de *habitat* causa a extinção ao eliminar os lugares adequados para as espécies viverem. Os animais das florestas desaparecerão quando todas as florestas tiverem sido cortadas. Mesmo onde o *habitat* permanece, as condições dentro do *habitat* podem se deteriorar, fazendo com que uma população comece a declinar em direção à extinção.

A redução de *habitat* e, especialmente, a fragmentação em pequenos fragmentos remanescentes impõem uma tremenda ameaça para alguns tipos de vida selvagem. Por exemplo, as florestas costeiras atlânticas do Brasil (Mata Atlântica) têm sido reduzidas a somente um pequeno percentual de sua extensão original (Fig. 26.9), criticamente ameaçando muitas aves e mamíferos endêmicos, como o mico-leão-dourado.[2] A fauna remanescente é agora o foco de intensos esforços de conservação, mas provavelmente tarde demais para muitas das espécies endêmicas da região. Mesmo na América do Norte, a fragmentação de *habitat* está causando declínios populacionais. A pradaria de grama alta agora existe somente em uns poucos refúgios isolados, e muitas populações de plantas e animais de pradaria estão localmente extintas. Os parques nacionais maiores vêm perdendo muitas de suas espécies de mamíferos nos últimos 50 anos, sugerindo que estas reservas são muito pequenas para manter populações viáveis.

[2]N.R.T.: Atualmente a espécie está se recuperando, já com mais de 1.000 indivíduos.

O efeito da redução diária de *habitat* sobre a riqueza de espécies é uma extensão direta da Teoria de Biogeografia de Ilha. No Capítulo 20, vimos que ilhas menores sustentam menos espécies, em parte porque populações menores estão sob um risco maior de extinção devido a processos estocásticos. Da mesma forma, à medida que o *habitat* de uma espécie no continente tem sua área reduzida, sua população se torna menor e seu risco de extinção aumenta. A redução de populações e sua eventual extinção leva tempo, naturalmente, e poderia não ser percebida por muitos anos após a redução da área do *habitat*.

O desaparecimento de muitas espécies de aves canoras nativas de pequenos fragmentos de floresta temperada na América do Norte é parcialmente uma consequência de tamanho pequeno de população e de extinção estocástica local. Mas, como vimos no Capítulo 25, a fragmentação de florestas aumentou o acesso a estas de predadores e parasitas benignos, que são mais típicos de campos e áreas cultivadas. Assim, a fragmentação também causa uma deterioração da qualidade do *habitat*.

A fragmentação pode reduzir a dispersão de indivíduos, transformando grandes populações em metapopulações. Como vimos nos Capítulos 12 e 25, a persistência de uma metapopulação depende da probabilidade de extinção de cada subpopulação nos fragmentos e da taxa de migração dos indivíduos entre os fragmentos. Quanto menores os fragmentos, maior a distância entre eles, e maior a hostilidade da matriz interveniente. E menor a taxa de dispersão, e menor o tempo que a população pode persistir.

Com o tempo, as mudanças no clima fazem com que as populações dos grandes biomas, e dos *habitats* dentro de cada um deles, mudem, como vimos no Capítulo 21. A fragmentação impõe uma séria ameaça à capacidade de os organismos se moverem com a mudança do clima. Ao longo da história da Terra, as mudanças no clima global ocorreram pela deriva dos continentes e as mudanças correspondentes na circulação oceânica. Nos lugares onde as barreiras físicas impedem que as espécies sigam as mudanças climáticas, as populações locais podem se extinguir. Por exemplo, as mudanças climáticas drásticas durante a Era do Gelo, combinadas com as barreiras à dispersão no sul da Europa,

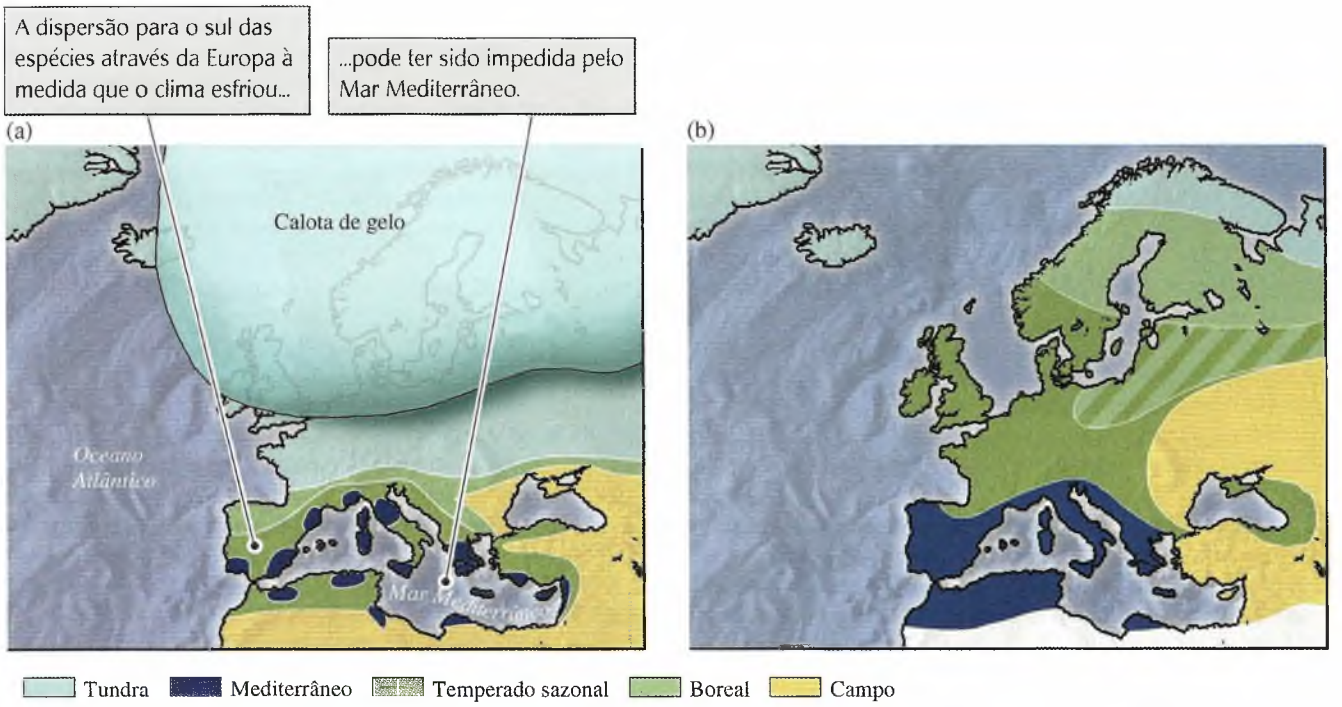


FIG. 26.10 A mudança do clima e as barreiras à dispersão contribuíram para a baixa riqueza de espécies da Europa. Mapas dos tipos vegetacionais da Europa (a) na altura da última glaciação e (b) hoje mostram como a localização do Mar Mediterrâneo pode ter impedido que algumas espécies se movessem em direção ao sul com a mudança do clima. Segundo J. Blondel e J.-D. Vigne, *in* R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 135–146.

foram responsáveis pelo empobrecimento atual da flora e fauna europeias (Fig. 26.10).

Os efeitos da fragmentação de *habitat* podem ser amplificados pelo aumento do aquecimento global. Esta mudança antropogênica nas temperaturas médias globais, que pode atingir um aumento de 2–6°C nos próximos 50 anos, poderia igualar o aquecimento do clima da Terra desde a última glaciação somente se acontecer 50 vezes mais rápido (veja o Capítulo 27). Isso causaria provavelmente a extinção de muitas espécies, particularmente de plantas e animais sedentários com tolerâncias estreitas de temperatura, que não podem mudar sua distribuição geográfica rapidamente entre os fragmentos.

Populações pequenas

Apenas ao acaso, todas as populações passam por variações nas taxas de natalidade e mortalidade. Estas variações causam o que é conhecido como variação estocástica, ou randômica, no tamanho da população (veja o Capítulo 12). A magnitude desta variação está inversamente correlacionada com o número de indivíduos numa população. Populações muito pequenas, como aquelas dos fragmentos isolados, podem se extinguir apenas pelo acaso se passarem por vários anos de azar. Este fenômeno é denominado extinção estocástica, e embora seja relativamente improvável, exceto em pequenas populações, sua probabilidade aumenta com a fragmentação dos *habitats*. É particularmente uma ameaça para espécies como os grandes predadores, que tipicamente têm baixas densidades populacionais.

Uma população pequena pode aumentar ainda mais a probabilidade de extinção pela redução da variação genética em sua população (veja o Capítulo 13). Uma pequena população contém uma proporção menor do *pool* genético da espécie do que uma população maior. Além disso, o endocruzamento tende a reduzir a variação genética. Se uma população passa por um gargalo populacional e perde variação genética, ela pode não ter a capacidade de responder a uma mudança rápida no ambiente. O lagarto-de-colar, por exemplo, vive em pequenas populações — geralmente 20–50 indivíduos — em glebas isoladas de *habitat* xérico em afloramentos rochosos nas Montanhas Ozark do Missouri. Este lagarto é um residente dos desertos do sudoeste, que colonizou as Ozark durante um período de clima quente e seco cerca de 4.000 a 8.000 anos atrás. Os levantamentos genéticos mostraram que as populações de lagartos de Ozark são geneticamente uniformes dentro de cada população, mas diferem-se entre as populações. Este é exatamente o padrão esperado em resultado de perdas estocásticas e diversidade genética em pequenas populações e a ausência de dispersão de indivíduos entre as populações.

É difícil generalizar sobre problemas que resultam de gargalos populacionais, porque há diversos casos de espécies que foram reduzidas quase à extinção e perderam muito de sua variação genética mas se recuperaram quando protegidas. A foca-elefante do norte é um caso desses (veja a Fig. 11.11). Em 1890, a caça tinha reduzido sua população anteriormente numerosa a apenas 100 indivíduos. Desde então, a população aumentou explosivamente para mais de 150.000 indivíduos, distribuídos por toda a parte da sua abrangência anterior na Califórnia e no México. Este aumento representa uma taxa de crescimento populacional anual de mais de 10%. Há vários anos, os pesquisadores não poderiam detectar nenhuma diferença genética entre os indivíduos nas espécies, embora usassem testes que revelassem uma ampla variação genética em outras espécies de mamíferos.

Analogamente, um dos grandes gatos da África, o guepardo (veja a Fig. 13.10), tem pouca variação genética detectável em sua população. A ausência de variação genética pode ter resultado de uma série de crises populacionais e gargalos genéticos. Ou a explicação poderia ser encontrada na estrutura de metapopulação do guepardo: o guepardo poderia ter muitas vezes se extinguido em fragmentos isolados de *habitats*, que foram então recolonizados por indivíduos de subpopulações de outra parte. Embora os guepardos raramente se acasalem em cativeiro, a população parece ser saudável e autossustentável onde ela não é caçada por humanos. Em muitos outros casos, contudo, as populações com uma variação genética reduzida passam por sérias depressões por endocruzamento, reprodução interrompida e mortalidade aumentada.

Sobre-exploração

Armas e outras ferramentas de caça, como redes de arrasto quilométricas, têm feito dos humanos caçadores tão eficientes que muitas espécies literalmente foram caçadas até a extinção. Na história recente, estas perdas na América do Norte incluíram a vaca-marinha, o arau-gigante, o pombo-passageiro e o pato-do-labrador — todos anteriormente abundantes, todos premiados como guloseimas, todos vulneráveis e todos caçados até que o último dos indivíduos desaparecesse. As frotas de pesca de longo alcance e tecnologia de pesca aprimorada vêm reduzindo a produção de muitas espécies de peixes e mudaram a composição das capturas em Georges Bank, ao largo da costa de New England, e no mar do Canadá, que já foram outrora regiões de pesqueiros ricas no mundo (Fig. 26.11).

A extinção causada pela sobrecaça e sobrepesca não é, contudo, um fenômeno recente. Sempre que os humanos colonizaram novas regiões, alguns elementos da fauna sofreram. Por exemplo, as populações humanas primitivas na região do Mediterrâneo comeram grandes quantidades de tartarugas e moluscos, que eram fáceis de capturar. À medida que as fontes de suprimentos daqueles alimentos foram reduzidas, cerca de 30.000 anos atrás no que agora é a Itália, e cerca de 15.000 anos atrás no que agora é Israel, aquelas populações humanas foram forçadas a mudar seus alvos para as lebres, perdizes e outros pequenos animais e aves (Fig. 26.12).

Logo após humanos aborígenes terem colonizado a Austrália, cerca de 50.000 anos atrás, diversos grandes mamíferos marsupiais, aves sem voo e uma tartaruga desapareceram da ilha continental. Madagascar, uma grande ilha ao largo da costa sudeste da África, recebeu seus primeiros habitantes humanos somente há 1.500 anos, embora sua chegada trouxesse o fim de 14 das 24 espécies de lêmures (a maioria espécies grandes, adequadas para alimento) e entre 6 e 12 espécies de aves-elefantes, gigantes sem voo encontradas somente em Madagascar. Uma análise recente sugeriu que menos que 1.000 colonizadores polinésios da Nova Zelândia caçaram 11 espécies de moas (grandes aves sem voo) até a extinção em menos de um século por volta da mesma época. Extinções semelhantes ocorreram amplamente em ilhas do Pacífico Oeste e nas Ilhas Havaianas, à medida que os humanos se espalhavam pela região. Em cada um desses casos, uma

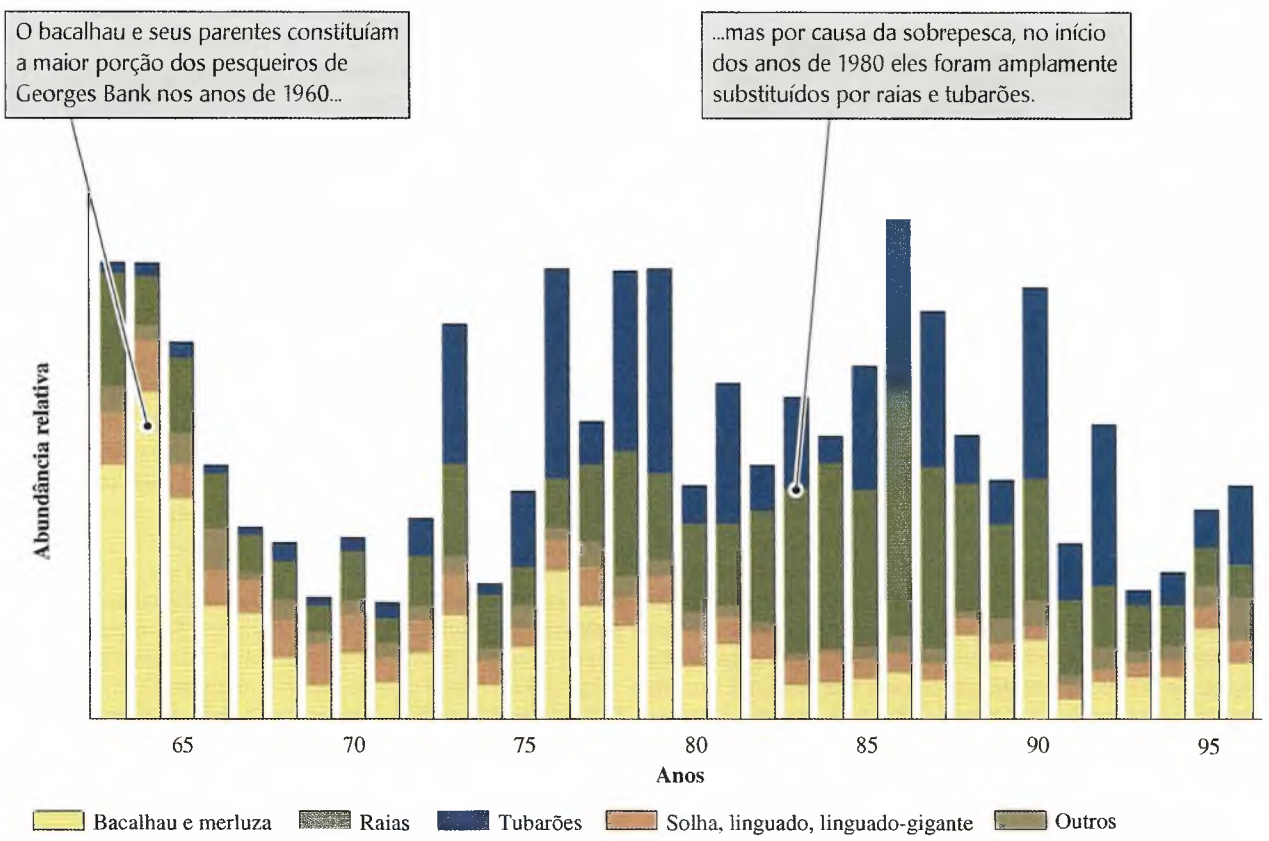


FIG. 26.11 A sobre-exploração pode mudar a composição de espécies de uma comunidade. A composição da comunidade marinha em Georges Bank foi dramaticamente alterada pela sobrepesca. Segundo M. J. Fogarty e S. A. Murawski, *Ecological Applications* 8:S6–S22 (1998).

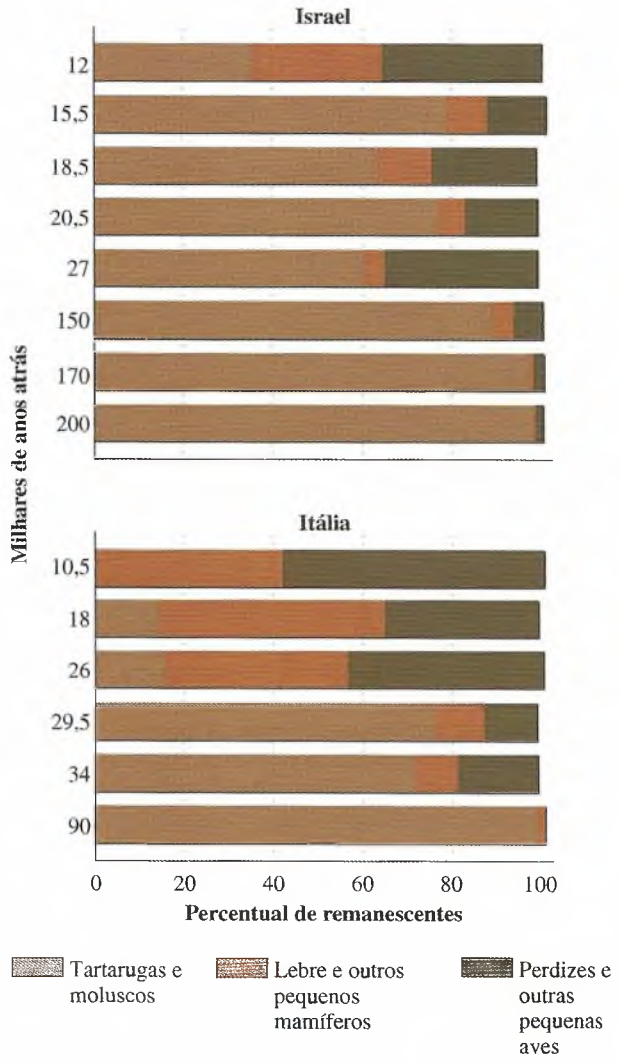


FIG. 26.12 A sobre-exploração de alguns peixes forçou as pessoas a trocá-los por outros. Restos de itens alimentares de sítios arqueológicos do Paleolítico em Israel e na Itália documentam uma troca de presas facilmente capturadas, como as tartarugas e os moluscos, para presas que requerem mais habilidade de caça do que as anteriores que foram deplecionadas pela sobre-exploração. Dados de M. C. Steiner et al., *Science* 283:190–194 (1999).

espécie tecnologicamente superior encontrou populações de ilhas não acostumadas com pressão de predação. Sua ausência de defesas e falhas mesmo em reconhecer o perigo preconizaram o desastre para essas espécies. A falta de autorrestrições por parte de seus caçadores transformou o desastre em extinção.

Não há dúvida de que caçadores humanos foram responsáveis pela extinção de muitas espécies de grandes mamíferos e aves, e estão ameaçando muitos outros. Muitas destas extinções ocorreram antes do desenvolvimento da ciência moderna, tal que os detalhes têm sido pinçados de fontes indiretas, incluindo material fóssil. Está também claro que um conjunto mais complicado de circunstâncias, em vez de simplesmente uma pressão de caça, causou as extinções em alguns daqueles casos. Por exemplo, após os humanos chegarem à Austrália, incêndios, indubitavelmente provocados por humanos, tornaram-se mais frequentes e converteram um mosaico de paisagem adaptado à seca — de árvores, arbustos e campos — em arbustos desérticos adaptados ao fogo. Os pesquisadores usaram isótopos estáveis em remanescentes de conchas datadas pelo carbono para inferir as dietas de duas grandes aves sem voo — o atual emu e o extinto *Genyornis*. Seus resultados mostram uma mudança abrupta nas dietas das aves pela época em que os humanos chegaram, particularmente uma restrição da dieta de plantas C_3 acompanhada por uma perda na dieta das espécies de planta C_4 tolerantes à seca (veja o Capítulo 3).

A extinção repentina de muitas espécies de grandes mamíferos na América do Norte há 12.000–13.000 anos, coincidindo com as migrações de grande escala de humanos da Ásia, tem sido uma fonte de controvérsia por muitos anos. Logo após a chegada dos humanos, 56 espécies e 27 gêneros de grandes mamíferos, incluindo os cavalos, a preguiça-gigante, o camelo, o elefante, o tigre-dente-de-sabre e um leão desapareceram. As explicações para estas extinções de megafauna variam de uma rápida mudança climática após a retração das geleiras, uma pressão de caça da população humana, até doenças epidêmicas trazidas pelos animais domesticados da Ásia. Recentemente, os pesquisadores apresentaram evidências de um bólido explodindo no ar sobre o leste da América do Norte cerca de 12.900 anos atrás. Eles sugerem que o impacto pode ter trazido na época o período de resfriamento do Dryas Recente, resultando em grandes mudanças ecológicas, extinção de megafauna e provavelmente, inclusive, uma redução no tamanho da população humana na região.

Heike Lotze, na Universidade de Dalhousie, no Canadá, e vários colegas analisaram as populações marinhas em uma dúzia de estuários e áreas costeiras da América do Norte, Europa e Austrália. Eles examinaram os impactos de diversas fases do desenvolvimento da cultura humana sobre as populações marinhas: pré-humanos, caçadores–coletores, agricultores, estabelecimento de mercado colonial, desenvolvimento de mercado colonial, e o mercado global antes de 1950 e no presente. O desenvolvimento cultural crescente, incluindo o transporte de navios, uma crescente eficiência nas tecnologias de coleta e um aumento nas densidades de populações humanas locais foram associados aos declínios nas populações da maioria das espécies de vida marinha e outras espécies dependendo da produtividade marinha. Foram também associados com os declínios na qualidade do *habitat*: cargas aumentadas de nutrientes, acompanhadas por eutroficação e períodos de hipóxia (Fig. 26.13). O número de espécies invasoras aumentou com o desenvolvimento da cultura humana também. Os esforços de conservação nesses sistemas ajudaram a prevenir declínios nas baleias, aves marinhas e outros predadores do topo da cadeia, mas não alteraram significativamente a deterioração do funcionamento e da estrutura ecossistêmica básica.

Introdução de espécies

Muitas reduções na qualidade do *habitat* podem ser rastreadas para trás até a introdução de predadores, competidores ou patógenos — isto é, agentes biológicos de mudança. Nos últimos 200 anos, a América do Norte recebeu mais de 70 espécies não nativas de peixes, 80 de moluscos, 2.000 de plantas e 2.000 de insetos. Essas espécies podem ter chegado acidentalmente — por exemplo, no lastro dos navios — ou terem sido deliberadamente introduzidas para uso em plantações, plantas ornamentais, espécies de caça ou agentes de controle biológico.

Um dos resultados surpreendentes dos estudos sobre as introduções biológicas foi que a competição de espécies introduzidas raramente causou declínio nas populações e extinção das nativas.

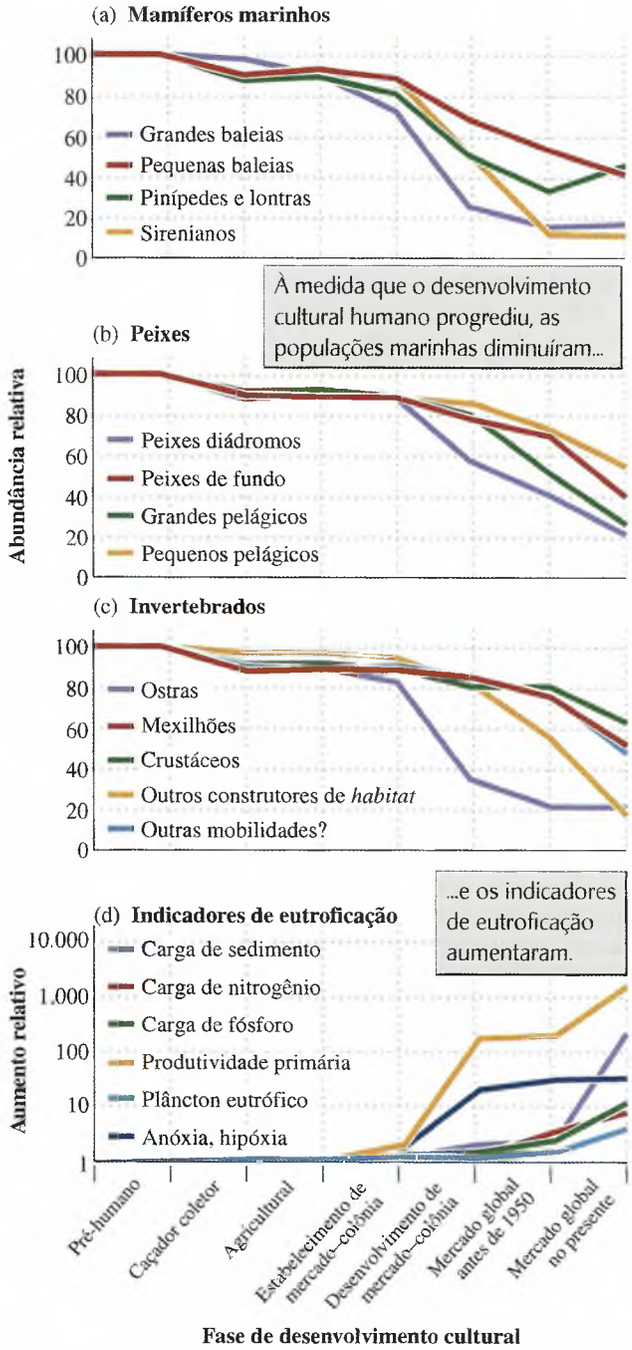


FIG. 26.13 Os padrões de declínio nos organismos marinhos refletem o desenvolvimento da cultura humana. As mudanças nas populações de (a) mamíferos marinhos, (b) peixes e (c) invertebrados e em (d) indicadores de eutroficação são mostradas em relação aos níveis pré-humanos. Segundo H. K. Lotze et al., *Science* 312:1806–1809 (2006).

FIG. 26.14 A introdução de espécies pode ter efeitos negativos na biota nativa. O caracol-de-árvore nativo das Ilhas do Havaí está sendo eliminado por caracóis predadores introduzidos, como este da foto. Fotografia de Bob Gossington/Bruce Coleman.

Por exemplo, o número de espécies não nativas colonizadas com sucesso e que se estabeleceram em ilhas é maior do que o número de espécies nativas que desapareceram daquelas ilhas. As ameaças críticas são novos predadores, competidores e patógenos, com os quais a fauna e a flora nativas estão normalmente pouco adaptadas para lidar. A cobra-arbórea-marrom (*Boiga irregularis*), introduzida em Guam vinda da Ásia, literalmente comeu a maior parte das aves terrestres endêmicas da ilha até a extinção. As Ilhas Havaianas também têm sofrido muito com a introdução de espécies. Os caracóis-de-árvores havaianos tornaram-se presas dos caracóis predadores introduzidos (Fig. 26.14). As grandes causas de mortalidade das aves havaianas têm sido a malária e o vírus pox — que não teriam sido um problema se o mosquito que transmite estas doenças não tivesse sido introduzido também nas ilhas. As florestas nativas havaianas sofreram com a invasão de espécies de ervas agressivas, que sobrepujaram as nativas.

As áreas continentais também estão vulneráveis a espécies introduzidas, que podem escapar aos controles naturais de predadores, parasitas e herbívoros que mantinham suas populações sob controle em suas abrangências nativas. A salgueirinha (*Lythrum salicaria*) e as madressilvas-japonesa e do-amor (*Lonicera japonica* e *L. maackii*), introduzidas como plantas ornamentais, agora dominam os alagados e a vegetação de sub-bosque da floresta em boa parte do leste da América do Norte. O clima subtropical do sul da Flórida é ideal para a *Melaleuca* australiana introduzida e uma pimenta brasileira (*Shinus terebinthifolius*), que cobrem imensas áreas eliminando a vegetação nativa sempre que se espalham. Os insetos introduzidos também vêm se naturalizando com sucesso. As abelhas-de-mel europeias foram introduzidas na América do Norte e em outras partes do mundo para polinizar as plantas. Elas têm sido extremamente benéficas para a agricultura, mas também deslocaram as abelhas nativas de muitas áreas. Ironicamente, as populações de abelhas-de-mel naturalizadas têm caído dramaticamente nos últimos anos devido ao ácaro parasita *Varroa* introduzido e aos vírus que ele transmite. Outros insetos, como as formigas-de-fogo e as mariposas-ciganas, têm causado mudanças drásticas em ecossistemas locais, algumas das quais já tinham sido alteradas anteriormente no século 20 pela doença do olmo holandês e pela ferrugem-da-castanheira.

Os ecossistemas aquáticos parecem ser particularmente vulneráveis à introdução de espécies, talvez por causa do controle dominante *top-down* pelos predadores e da alta taxa na qual a energia e os nutrientes são processados nas teias alimentares aquáticas. No primeiro capítulo deste livro vimos o efeito devastador da introdução da perca do Nilo sobre os ciclídeos endêmicos do Lago Victoria. À medida que a abundância dos ci-

clídeos, muitos dos quais controladores de zooplâncton, decaiu, a abundância de zooplâncton aumentou, e a produção primária de fitoplâncton caiu a níveis baixos, dramaticamente alterando todo o ecossistema do lago. Uma grande parte dos nutrientes do lago é agora assimilada pelas plantas jacinto-de-água, que formam redes contínuas sobre milhares de hectares da superfície do lago.

Os mexilhões-zebra (*Dreissena polymorpha*) chegaram aos grandes lagos da América do Norte em 1988, vindos do Mar Cáspio, aparentemente em águas de lastro de navios. Eles agora são tão abundantes nos lagos e rios que estão invadindo as áreas das espécies nativas e deplecionando severamente as fontes de alimento do fitoplâncton, causando bilhões de dólares de danos a barcos, represas, usinas e estações de tratamento de água. A América do Norte também entrou com sua parte de espécies invasoras para o resto do mundo. A carambola-do-mar (*Mnemiopsis leidyi*) chegou ao Mar Negro das águas costeiras do Atlântico Norte em 1982. Em 1989, esta espécie constituía mais de 95% da biomassa dos organismos aquáticos do Mar Negro, atingindo densidades de 400 indivíduos por metro cúbico de água. A espécie se espalhou para o Mar Cáspio em 1999, deplecionando 75% do zooplâncton lá, e desde então se espalhou através do Mediterrâneo para o Mar do Norte e Mar Báltico e o Norte da Europa.

Não há sinais de que tais introduções estejam diminuindo. Infelizmente, a homogeneização de muito da biota do mundo está ocorrendo à custa das espécies endêmicas.

Doenças emergentes

Entre as muitas espécies introduzidas estão vários parasitas que causam doenças em seus hospedeiros. Tais patógenos podem ser trazidos para novas áreas por viajantes ou suas cargas, ou podem ser colocados em contato com novos hospedeiros potenciais após uma fragmentação de *habitat*. Em qualquer caso, o patógeno pode começar a explorar novas espécies de hospedeiros e criar uma **doença emergente**. A Organização Mundial de Saúde (OMS) define uma doença emergente como aquela que apareceu numa população pela primeira vez, ou que pode ter existido anteriormente mas que está aumentando rapidamente em incidência ou abrangência geográfica. Muitas das doenças emergentes mais sérias nos humanos são causadas por vírus, incluindo o vírus da imunodeficiência humana (HIV), o hantavírus, o vírus do oeste do Nilo e o vírus H5N1 (que causa a gripe aviária). Outro grande flagelo humano é o do protista *Plasmodium falciparum* (que causa malária) e da bactéria *Yersinia pestis* (que causa a peste bubônica).

Os animais e as plantas também sofrem de doenças emergentes, que podem ter efeitos secundários consideráveis sobre os ecossistemas. Por exemplo, o gado trazido para a África colonial da Europa e da Ásia carregava uma doença viral altamente infecciosa chamada de morrinha. Esta doença infectou as populações naturais de diversas espécies silvestres, qualificando-a como uma doença emergente para aquelas espécies. Por várias décadas durante meados do século 20, a morrinha dizimou populações de gnus no ecossistema do Serengeti. Sem o controle dos pastadores, as gramíneas cresceram fortemente e, durante a estação seca, alimentaram incêndios que se espalharam através das savanas matando as esparsas árvores e alterando a estrutura e o funcionamento do sistema. Na década de 1960, o uso disseminado de vacinas controlou a morrinha no gado, e a doença declinou nas populações silvestres. A população de gnus recuperou-se amplamente, restaurando o ecossistema do Serengeti ao seu estado primordial. Contudo, em 1994, uma variante do vírus da raiva canina saltou sobre as populações de leões do Serengeti, matando um terço dos indivíduos numa epidemia que rapidamente se espalhou para outras áreas. Imaginou-se que a doença tivesse se originado em cães domésticos, vivendo em muitas vilas em torno do Parque Nacional do Serengeti, e que se espalhou para os leões através das hienas, que vinham para as vilas e também se alimentavam com os leões em caças dentro do parque. A população declinante desses predadores do topo não pode mais controlar as populações de herbívoros da mesma forma, e assim novamente as populações de herbívoros estão crescendo.

Vulnerabilidade à extinção antropogênica

Por que algumas espécies parecem mais vulneráveis à extinção antropogênica do que outras? Esta questão é difícil de responder. Claramente, as espécies que atraem a atenção dos exploradores humanos são colocadas sob grande pressão. Além disso, as espécies que evoluíram na ausência da caça (particularmente aquelas em ilhas remotas, que não têm a maioria dos tipos de predadores) ou na ausência de patógenos diversos parecem reagir fracamente após a chegada dos humanos. As espécies com abrangências geográficas limitadas, restritas a certas distribuições de *habitat*, ou populações locais pequenas, são também vulneráveis, como se poderia esperar.

Mas o que torna uma espécie rara e de distribuição local, enquanto um parente próximo que apresenta adaptações aparentemente semelhantes é abundante e amplamente distribuído? A diferença entre o sucesso e o fracasso nos sistemas naturais pode se esconder em diferenças muito pequenas no sucesso de reprodução ou na longevidade — talvez pequenas demais para nós as detectarmos em estudos de populações naturais. A maioria das espécies persistem por um milhão ou mais anos, tal que suas populações podem ser completamente autossustentáveis e capazes de se recuperar de derrotas infligidas por um mundo variável. Os atributos que permitem a elas persistir através do tempo evolutivo deveriam servir igualmente bem em nosso rápido mundo mutante. Os fatores que fazem uma população entrar num declínio para a extinção poderiam ser muito sutis. Até agora, os ecólogos foram capazes de dizer pouco sobre esta questão. Se as espécies raras transformaram-se em espécies ecologicamente mais especializadas, por exemplo, nós ainda precisamos determinar o que promove a especiação.

Comparando-se as espécies vulneráveis com aquelas que estão indo bem, os ecólogos identificaram diversas características inerentes associadas às populações ameaçadas e em declínio. Na análise das ameaças de extinção às espécies de mamíferos, Marcel Cardillo e seus colegas do Imperial College, Londres, determinaram que as pequenas espécies (menos de 3 kg de massa corporal) eram vulneráveis à extinção antropogênica principalmente por causa de fatores externos, incluindo uma pequena abrangência geográfica e altas densidades populacionais humanas. Por outro lado, as espécies maiores estão em perigo principalmente por causa de suas qualidades extrínsecas, tais como longos períodos de desenvolvimento, baixas taxas de reprodução e baixas densidades de populações locais, que retardaram sua recuperação de quedas na população. Esta descoberta sugere que as espécies menores se beneficiariam de uma proteção global dos *habitats* ameaçados, enquanto as maiores exigem uma aten-

ção mais individual a fatores específicos que influenciam sua sobrevivência e sucesso reprodutivo.

Os projetos de reservas para espécies individuais devem garantir uma população autossustentável

A forma direta de manter uma população é garantir a existência de uma área suficiente de *habitat* adequado que pode mantê-la livre de competidores introduzidos, predadores e patógenos. Na prática, o projeto de reservas naturais deve levar em conta os requisitos ecológicos das espécies focais e a quantidade de espaço necessário para sustentar uma **população mínima viável (MVP**[3]) — a menor população da espécie que pode se autossustentar em face da variação ambiental. Em outras palavras, a população deve ser grande o bastante para permanecer fora de perigo da extinção estocástica. A população deve também ser distribuída amplamente o bastante para que catástrofes locais, como furacões e incêndios, não ameacem toda a espécie. Ao mesmo tempo, algum grau de subdivisão da população pode impedir a disseminação de doenças de uma parte da população para outra.

Garantir um *habitat* adequado torna-se mais complexo quando uma população tem diferentes requisitos de *habitat* durante estações diferentes, ou quando passa por migrações sazonais de grande escala. No ecossistema do Serengeti, do leste da África, os padrões de distribuição de chuva e crescimento de plantas variam sazonalmente com a região. Grandes populações de pastadores, como os gnus, as zebras e as gazelas, executam migrações sazonais de longa distância em busca de pasto adequado (veja a Fig. 10.6). Não seria possível isolar uma parte dessa área como uma reserva, porque essas populações precisam de todo o ecossistema do Serengeti em diferentes épocas do ano. Da mesma forma, manadas de bisões[4] não podem ser restauradas nas pradarias da América do Norte, porque suas rotas de migração sazonais estão agora bloqueadas por quilômetros de cerca e campos cultivados. O bisão sobrevive em umas poucas e pequenas reservas no oeste da América — mais notavelmente no ecossistema do Grande Yellowstone — mas o ambiente natural do bisão está irrecuperavelmente perdido.

Reconhecendo a importância crítica de áreas grandes e contínuas de *habitat* para a preservação das populações selvagens e do funcionamento dos ecossistemas, uma coalizão de gestores de terras privadas, federais e estaduais, dentro de uma área de 80.000 km^2 centrada no Parque Nacional de Yellowstone no Wyoming (Fig. 26.15), desenvolveu planos para manter a região numa condição próxima à natural e tão autossustentável quanto possível. A área é chamada de Grande Ecossistema de Yellowstone. O plano inclui permitir incêndios florestais naturais, como só foi feito antes em 1988 em metade da área do Parque Nacional de Yellowstone, e restaurar as populações dos predadores do topo da cadeia, como o urso-pardo e o lobo-cinza. Estes predadores proporcionarão controle natural das populações de grandes pastadores, particularmente do abundante alce no ecossistema.

Os lobos foram exterminados da área em 1926, e a explosão da população de alces após serem liberados da predação alterou consideravelmente a vegetação da área, quase eliminando o álamo e o algodão-do-brejo ao longo dos rios. Trinta lobos canadenses foram introduzidos no Grande Ecossistema de Yellowstone em 1995. Sua população rapidamente aumentou, e eles imediatamente começaram a alterar o caráter do ecossistema. As populações de alce caíram pela metade, e o alce mudou sua pastagem de margens de rios, onde eram mais vulneráveis à predação, para áreas mais abertas e dispersas. Em consequência, as árvores de álamo e algodão-do-brejo estão agora prosperando, e os castores retornaram à região. Uma consequência inesperada da reintrodução do lobo foi uma redução severa na população de coiotes, que levou a um aumento da população de cervos da cauda branca na região. As abundantes carcaças de alces e outras presas do lobo também beneficiaram as populações de carniceiros como o corvo-de-rapina e as águias douradas, que são agora comuns. Acima de tudo, o ecossistema está voltando para um novo e autossustentado equilíbrio natural em consequência da reintrodução do lobo.

As migrações de longa distância impõem problemas especiais para a conservação de muitos tipos de aves. Algumas aves pernaltas, como os maçaricos, se reproduzem na tundra do Ártico, mas a manutenção de suas populações também depende da conservação das praias e estuários que eles usam durante as migrações de primavera e outono, e como solos de invernada (Fig. 26.16). Muitas aves canoras da América do Norte, cujas populações vêm declinando durante as últimas décadas, passam seus invernos — sabiamente, parece — nas florestas da América Central e do Sul. Suas populações têm sido deslocadas numa dupla ameaça pela fragmentação da floresta por grande parte de sua abrangência de reprodução na América do Norte e pelo extensivo desmatamento de floresta e dispersão de pesticidas na América Latina. As aves que migram entre a Europa e a África, e entre a Sibéria e o sudeste da Ásia, encontram os mesmos problemas.

Quando as ameaças de extinção vêm de perdas de *habitat*, a estratégia de conservação é relativamente direta: o *habitat* precisa ser preservado. Mas isso pode ser dispendioso e politicamente difícil de conseguir. É também impraticável desenvolver uma estratégia de conservação para todas as espécies, e o bem-estar da maioria necessariamente dependerá dos esforços de conservação dirigidos para umas poucas dessas espécies, mais notáveis e criticamente ameaçadas. À medida que a preservação de *habitat* se tornar mais e mais o foco dos esforços de conservação, torna-se especialmente importante identificar os *habitats* que são mais críticos para manter a diversidade de espécies como um todo e determinar a área daqueles *habitats* exigida para manter populações mínimas viáveis da maioria das espécies. Cada decisão sobre uma espécie ou um *habitat* dependerá de julgamento de valores. O que determina quais espécies devem ser salvas? Como o seu "valor" é medido?

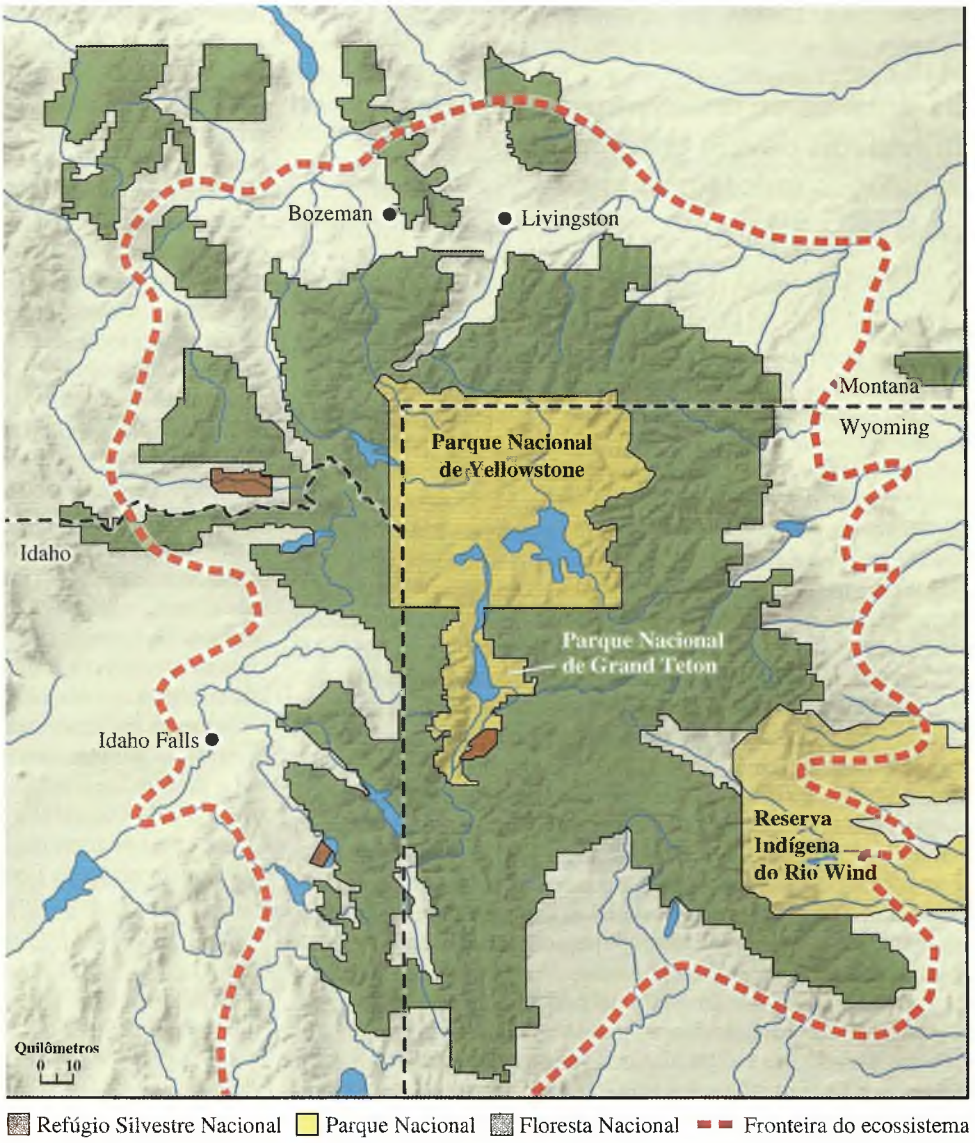
Habitats críticos e áreas geográficas para conservação

O que torna uma área crítica para a conservação? As áreas mais valiosas são aquelas que proporcionam paraísos para grande número de espécies não representadas em outra parte — como os *hotspots* de biodiversidade descritos anteriormente neste capítulo. Muitos tipos de *habitats* críticos, como as florestas decíduas tropicais, os campos, os manguezais, os estuários e os recifes de coral, estão desaparecendo rapidamente e merecem uma atenção especial. O valor de conservação reflete uma combinação de di-

[3]N.R.T.: *Minimum viable population.*

[4]N.R.T.: Chamados pelos americanos de "búfalos", embora esse termo se refira universalmente a espécies que são nativas da África, não das Américas.

(a)



(b)

FIG. 26.15 O ecossistema do Grande Yellowstone protege uma área grande e contínua de *habitat* natural. (a) O ecossistema do Grande Yellowstone inclui parques nacionais, florestas e refúgios da vida silvestre, uma reserva de índios e terras privadas. (b) Embora as pradarias por todo o oeste da América estejam agora cercadas e usadas para plantações, essa grande reserva é um dos poucos lugares onde os bisões e os alces, junto com seus predadores, têm acesso e liberdade de se movimentar em áreas grandes de terra de pastagem. Mapa (a) segundo Greater Yellowstone Coalition; fotografia (b) de Fred Bruemmer/DRK Photo.

FIG. 26.16 As populações que executam migrações sazonais de longa distância apresentam desafios para a conservação. Os maçaricos e os girapedras se alimentam dos ovos deixados pelo caranguejo-ferradura durante o mês de maio ao longo da costa da baía de Delaware. Estes ovos são uma grande fonte de alimento para as aves marinhas em migração. Este *habitat* é tão necessário para a sobrevivência das aves quanto suas áreas de reprodução e de invernada, mas as populações do caranguejo-ferradura estão declinando devido à poluição ambiental e ao uso da carne de caranguejo como isca em outros pesqueiros. Fotografia de John Bova/Photo Researchers.

versidade local e endemismo. Como regra geral, o endemismo é mais alto nas ilhas oceânicas, nos trópicos e em regiões montanhosas. Assim, Madagascar, Nova Caledônia e os arquipélagos do Havaí, dos Galápagos e das Canárias são áreas extremamente críticas para conservação. Levantamentos extensivos da biodiversidade em regiões continentais estão começando a identificar áreas críticas lá também. Os esforços de planejamento, contudo, são continuamente bloqueados pela falta de informação detalhada e por valores conflitantes associados a diferentes componentes da biodiversidade.

O número de reservas que podemos separar e a área que elas encobrem está necessariamente limitado por considerações econômicas, e assim o planejamento de reservas deve visar os *habitats* e as áreas de especial interesse biológico. Do ponto de vista da biodiversidade, ganha-se mais separando diversas pequenas reservas espalhadas sobre uma variedade de *habitat* e áreas de alto endemismo do que preservando uma área igual em um único tipo de *habitat*. Valores outros que a biodiversidade podem ditar a proteção de certas áreas grandes, tais como o Grande Ecossistema de Yellowstone, e discutiremos alguns deles no próximo capítulo. Uma coisa é certa: o custo de separar áreas cada vez maiores de um tipo específico de *habitat* aumenta desproporcionalmente com a área propriamente dita. Isto é assim simplesmente porque a terra é mais barata em termos de valores econômicos, sociais e políticos se for separada primeiro. À medida que mais terra é adicionada a um sistema de reserva, o preço de compra invariavelmente aumenta, assim como os recursos perdidos. Não é por acaso que a maioria dos parques e reservas está localizada em áreas remotas e subpovoadas, porque estabelecer uma reserva se torna mais difícil quando ela conflita com os interesses econômicos.

Um exemplo desse conflito envolvendo a proteção de terras em 1968, e a expansão em 1978, de uma grande área de floresta de pau-vermelho de crescimento antigo no norte da Califórnia é o Parque Nacional de Pau-Vermelho, que se opunha à indústria madeireira. Neste caso, a unicidade do *habitat* de pau-vermelho e sua rápida conversão em fazendas de manejo de árvores aumentaram o valor para a sociedade de separar uma grande área deste *habitat* para a posteridade. Combinado com as terras do Parque Estadual da Califórnia adjacente, esta reserva cobre mais de 45.000 ha, incluindo mais de 15.000 ha de floresta de "crescimento antigo". Uma controvérsia semelhante ocorre em volta das florestas de abeto-douglas de crescimento antigo de Washington e Oregon, onde as exigências de *habitat* para habitantes tão únicos como a coruja-manchada e o airo-marmoreado entraram em conflito com a economia madeireira local (Fig. 26.17).

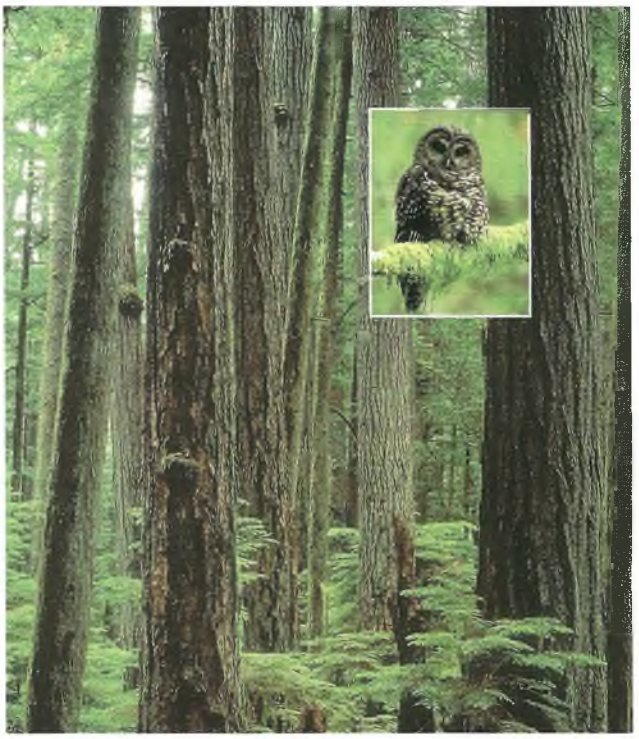


FIG. 26.17 Interesses e valores conflitantes apresentam obstáculos à conservação. Em Washington e no Oregon as necessidades de *habitat* da coruja-manchada têm entrado em conflito com os interesses da indústria madeireira. Foto principal de Tom e Pat Leeson/Photo Researchers; e foto de inserção por Janis Burger/Bruce Coleman.

Muitos países tropicais, particularmente na América Central e do Sul, estão na posição invejável de ter grandes áreas de floresta intocada e relativamente não perturbada de *habitats* tropicais de outros tipos. Esses *habitats* foram protegidos no passado por estarem em regiões geograficamente remotas e pelo pequeno tamanho das populações locais. Ainda é possível reservar grandes áreas em países como Brasil, Guiana, Equador, Peru e Bolívia, e vários governos tomaram iniciativas durante a última década para preservar áreas de terra daquelas remanescentes. O problema é complicado, contudo, por causa do rápido crescimento da população humana, pelo aumento da exploração dos produtos da floresta e pela conversão de florestas em plantações. Tal exploração é justificada por uma legítima necessidade de alimentar as pessoas e gerar receita de exportação para o desenvolvimento econômico. Assim, o preço da conservação está crescendo rapidamente em boa parte do mundo, e muitos países em desenvolvimento são incapazes de pagar a conta.

Mesmo quando as terras são separadas "no papel", muitos países não têm recursos para protegê-las de grileiros, caçadores e políticos que concedem licenças para mineração e extração de madeira dentro de áreas protegidas, de maneira a obter lucros de curto prazo. Por esta razão, a conservação deve ser um esforço internacional, e o bem-estar dos países desenvolvidos deve ser compartilhado globalmente para proteger a biodiversidade global. Uma das receitas de maior sucesso para proteger áreas de forma eficiente é envolver as pessoas locais no projeto e na gestão, tal que os benefícios da conservação se tornem tangíveis e economicamente motivadores. Um levantamento dos fatores que contribuem para o sucesso das áreas protegidas da floresta tropical na África identificou uma atitude positiva do público e um reforço efetivo da lei, junto com uma grande área geográfica, uma baixa densidade populacional, uma continuidade ecológica com outras áreas protegidas e o envolvimento de organizações de conservação não governamentais (ONGs).

Projeto de áreas protegidas

Em algumas situações, os que projetam reservas têm algum espaço de decisão sobre como desenhar suas fronteiras. Aqui, os ecólogos podem prover informações valiosas determinando a área mínima necessária para sustentar uma população viável de uma determinada espécie ameaçada e as características críticas de *habitat* que devem estar presentes. Uma ferramenta útil para os planejadores é a **análise de viabilidade populacional (PVA)**, que incorpora a informação demográfica sobre uma determinada população no modelo de simulação para prever a probabilidade de que evitará a extinção em um dado período, geralmente 100–1.000 anos. Os modelos de PVA incorporam informação sobre a estatística demográfica e ambiental, incluindo a mudança no clima e as catástrofes naturais, assim como depressão por endocruzamento em pequenas populações. Com toda esta informação no modelo, as simulações da variação populacional em resposta a variações randômicas são feitas muitas vezes; a proporção de simulações que evita a extinção da população gera uma estimativa da população viável. Uma PVA exige uma quantidade considerável de dados sobre as mudanças da população no passado, bem como muitas hipóteses sobre a dinâmica da população, tal que sua aplicação seja limitada a espécies intensamente estudadas.

Os princípios ecológicos derivados da teoria de metapopulação (veja o Capítulo 12) e a Teoria de Biogeografia de Ilha (veja o Capítulo 20) podem também ajudar os planejadores a chegar ao projeto ótimo. Como vimos no Capítulo 20, grandes áreas sustentam mais espécies do que pequenas, porque populações maiores de cada espécie reduzem as chances da extinção estocástica, promovem a diversidade genética nas populações e protegem as populações contra perturbações. Quando um único tipo de *habitat* é preservado, as bordas devem ser minimizadas por causa dos efeitos de alteração de *habitat* que se estendem por alguma distância para além das áreas diretamente alteradas (veja o Capítulo 10).

De acordo com estas considerações, quando uma reserva está para ser separada em uma área de *habitat* uniforme, como uma ampla expansão de floresta pluvial tropical, (1) maior é melhor do que menor, (2) uma reserva grande é melhor do que várias pequenas que somam o mesmo tamanho, (3) corredores conectando reservas isoladas são desejáveis, e (4) reservas circulares são melhores do que alongadas, com muito mais borda. Contudo, quando confrontado entre escolher uma única grande área de *habitat* uniforme e diversas pequenas áreas, cada uma num *habitat* diferente, os planejadores devem considerar que as áreas menores frequentemente contêm um número total maior de espécies entre elas por causa das espécies endêmicas que podem ser encontradas em um *habitat*, mas não em outros.

As reservas naturais devem ser projetadas de acordo com os hábitos de seus habitantes, e os requisitos para características especiais (como sítios de aninhamento, buracos de água e minas de sal) devem ser levados em conta. Em áreas montanhosas, muitas espécies executam migrações altitudinais durante o ciclo sazonal, e assim as reservas separadas em diferentes elevações devem estar conectadas por corredores adequados para a viagem. As estradas e os ductos colocados no caminho de movimentos migratórios ou de dispersão devem conter pontes ou passagens de alguma maneira para permitir a passagem. Considerações semelhantes devem entrar no projeto de reservas marinhas, que têm recebido menos atenção do que aquelas sobre terra. No presente, reservas foram criadas e fechadas para pesca e outras explorações na Grande Barreira de recifes da Austrália e no arquipélago Galápagos no Equador, entre outras áreas de particular interesse, e há uma demanda crescente para preservar grandes áreas em águas internacionais de oceano aberto para ficarem livres da pesca comercial. Claramente, estes esforços estão abrindo caminho na conservação de boa parte da biodiversidade da Terra. A experiência dos ecólogos, contudo, incluindo muitos sucessos de conservação, enfatiza que a preservação das espécies exigirá sempre um considerável esforço de pesquisa e de restauração.

Algumas espécies criticamente ameaçadas têm sido recuperadas da beira da extinção

Muitas espécies chegaram tão perto da extinção que sua preservação exigiu uma intervenção humana excepcional. Estes esforços, que podem ter custado milhões de dólares, são normalmente dirigidos para espécies com apelo popular. Alguns podem questionar se é inteligente gastar vários milhões de dólares (como aconteceu há poucos anos) para libertar três baleias cinzentas presas no gelo do Ártico. Mas aquele incidente dramatizou a empatia que muitas pessoas sentem pelo infortúnio de algumas outras criaturas. Mesmo muitas pessoas que são menos do que entusiastas sobre gastar tanto para resgatar indivíduos estão dispostas a devotar recursos consideráveis para a preservação de

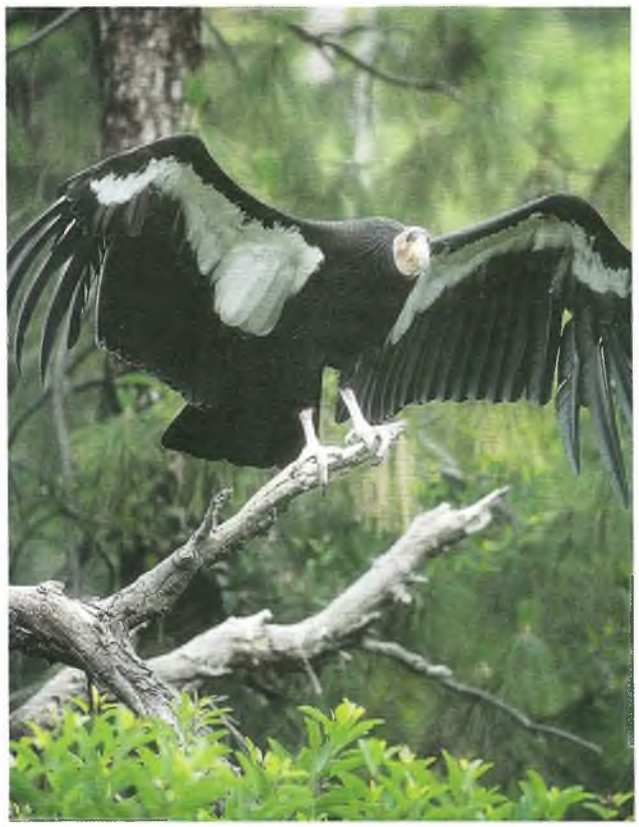


FIG. 26.18 Algumas espécies ameaçadas foram salvas à beira da extinção. Um programa de criação em cativeiro intensivo começou a restabelecer as populações silvestres do condor-da-califórnia no oeste dos Estados Unidos. Fotografia de Tom McHugh/Photo Researchers.

espécies, como mostrado pelo exemplo do condor-da-califórnia (Fig. 26.18).

Quando a população de condores-da-califórnia no sul da Califórnia caiu abaixo de 30 indivíduos na natureza durante a década de 1970 e início da de 1980, os gestores tomaram a difícil decisão de trazer toda a população para o cativeiro. Em 1987, as 22 aves restantes foram capturadas e trazidas para instalações especialmente construídas para reprodução localizadas nos zoológicos de Los Angeles e San Diego, onde eles foram protegidos das ameaças que tinham cobrado seu preço da população selvagem: caça indiscriminada, envenenamento por chumbo de balas deixadas nas carcaças de cervos nas quais os condores se alimentam, e venenos e armadilhas colocadas para coiotes e controle de roedores, às quais os condores eram atraídos por iscas ou carcaças envenenadas. No cativeiro, os condores podem ser induzidos a depositar até 3 ovos por ano, em vez de apenas 1, que é o comum, e a maioria dos filhotes são criados com sucesso.

O objetivo desse programa de criação em cativeiro é produzir imaturos que podem ser reintroduzidos em seu *habitat* nativo. Um programa desses custa caro, na casa dos milhões de dólares, e seu sucesso em última instância depende de controlar aqueles fatores de mortalidade que ameaçavam a população no início da história, o que normalmente exige legislação, compra de terras e educação do público. No caso do condor-da-califórnia, o sucesso do programa será adequadamente julgado somente após 30 ou 40 anos e ao custo de dezenas de milhões de dólares. Em abril de 2008, contudo, o número de condores-da-califórnia tinha aumentado para quase 300 indivíduos. Destes, 147 estão agora vivendo na natureza no sul da Califórnia, Arizona e México, e a primeira reprodução de sucesso na natureza foi relatada em 2003.

O condor-da-califórnia pôde ser salvo da extinção, assim como o corvo-havaiano, o furão-de-pata-negra e muitas outras espécies que são agora objeto de reprodução de cativeiro e programas de reintrodução. A experiência ganha através destes programas será útil para esforços semelhantes no futuro. O programa do condor-da-califórnia, como outros, elevou a consciência dos residentes locais para as questões de conservação e resultou na preservação de grandes áreas de *habitat* em regiões montanhosas do sul da Califórnia e em outras partes. De fato, em maio de 2008, a Tejon Ranch Corporation concordou em conservar 90% de seus 110.000 ha de terras, uma das maiores áreas contínuas de terra natural dos Estados Unidos e o *habitat* original do condor-da-califórnia. As pessoas também começam a compreender que assim que um certo cuidado é tomado, populações viáveis do condor são compatíveis com outros usos da terra, como a recreação (conquanto o acesso humano aos ninhos seja restrito), caça de cervos (conquanto balas de aço sejam usadas em vez das de chumbo) e fazendas (conquanto os programas de controle dos coiotes e roedores, se eles devem persistir, sejam seguros para o condor). As concessões aos condores não são nem difíceis nem dispendiosas. Torná-las simples depende de incentivar o valor do conhecimento dos sistemas naturais como uma parte do ambiente da humanidade.

RESUMO

1. A espécie humana tem um imenso impacto na Terra, manejando ou de outra forma afetando a maior parte da sua superfície terrestre e suas águas. As atividades humanas causaram a deterioração de sistemas ecológicos e a extinção de muitas espécies. As repercussões estão acelerando-se à medida que a população humana continua a crescer e o consumo *per capita* de energia e recursos aumenta igualmente.

2. A crise ambiental não pode ser completamente resolvida até que o crescimento da população humana cesse, o consumo de energia e recursos decline e o desenvolvimento econômico leve os valores ecológicos em consideração.

3. A biodiversidade abrange a variedade de organismos vivos na Terra. O conceito de biodiversidade inclui a diversidade dos papéis ecológicos e da diversidade genética dentro e entre as populações, a diversidade filogenética e o endemismo.

4. O valor de determinadas espécies está baseado em considerações morais, nos benefícios econômicos que retiramos delas e em seus papéis como indicadores da deterioração ambiental. A diversidade de espécies, ela própria, pode também ajudar a estabilizar a função do ecossistema em face da variação ambiental.

5. A extinção de fundo é a substituição normal de espécies numa taxa relativamente baixa. As extinções de massa, que apa-

recem episodicamente no registro fóssil, refletem eventos catastróficos, incluindo impactos com meteoroides. A extinção antropogênica é o desaparecimento de espécies em consequência das atividades humanas.

6. Mais de 3.000 espécies são consideradas criticamente ameaçadas, significando que suas populações diminuíram ou se espera que diminuam em 80% dentro de três gerações. Muitas espécies mais são consideradas ameaçadas ou vulneráveis à extinção.

7. A fragmentação de *habitat* pode levar o declínio de uma população em direção à extinção ao reduzir seu tamanho, causando deterioração na qualidade do *habitat* ou transformando grandes populações em metapopulações mais vulneráveis.

8. As reduções no tamanho tornam as populações mais vulneráveis à extinção estocástica e reduzem a variação genética, dessa forma reduzindo a capacidade da população em sobreviver às mudanças ambientais. Populações pequenas de grandes predadores os tornam especialmente vulneráreis à extinção.

9. A sobre-exploração pelos humanos tem sido um grande fator de extinção ou declínio de muitas populações, particularmente dos grandes mamíferos e organismos marinhos.

10. As introduções de espécies não nativas, especialmente de predadores, competidores e patógenos, têm levado ao declínio e à extinção de algumas populações nativas e a mudanças dramáticas em alguns ecossistemas.

11. Doenças emergentes podem aparecer numa população após a introdução de vetores ou através de mudanças do *habitat* que colocam populações anteriormente separadas em contato. O vírus do oeste do Nilo, o vírus da imunodeficiência humana e o vírus da febre aviária são exemplos de patógenos que se tornaram emergentes na população humana nos últimos anos.

12. Embora as populações de muitas espécies estejam declinando, pouco se sabe sobre os fatores que tornam estas espécies especialmente vulneráveis à extinção. As espécies com pequenas abrangências geográficas ou baixas densidades populacionais estão claramente em risco.

13. Um aumento de atenção está sendo dado para se estabelecerem grandes reservas regionais que possibilitem os movimentos migratórios de espécies grandes e altamente móveis e a regulação natural de suas populações por grandes predadores.

14. As análises de viabilidade populacional baseadas em modelos de simulação das respostas das populações às variações ambientais ajudam a prever o risco de extinção das espécies. Grandes quantidades de dados demográficos são, contudo, exigidas para fazer previsões precisas, e assim esta aplicação está limitada a espécies bem estudadas.

15. Áreas protegidas de desenho ótimo deveriam incluir uma alta proporção de espécies endêmicas. Para uma dada área de *habitat* uniforme, as reservas devem consistir em uma única grande área (em vez de várias pequenas) para reduzir as chances de uma extinção estocástica varrer pequenas populações, e elas deveriam ter a menor quantidade possível de borda. De grande importância, especialmente nos países em desenvolvimento, são uma atitude positiva do público, um reforço efetivo da lei e a participação de organizações não governamentais.

16. Em casos extremos, determinadas espécies podem ser resgatadas da beira da extinção por esforços maciços de recuperação que podem incluir a criação em cativeiro e a reintrodução. Esses programas dispendiosos, embora focalizados em determinadas espécies, muitas vezes realçam os problemas de conservação mais gerais e resultam na conservação de grandes áreas de *habitat*.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Pode a população humana global continuar a crescer na atual taxa? Explique por que sim ou não.

2. Por que devemos estar preocupados não apenas com a conservação da diversidade das espécies, mas também com a preservação da diversidade genética e filogenética?

3. Que fatores são usados para identificar os *hotspots* de biodiversidade e por quê?

4. De que formas pode a preservação da biodiversidade proporcionar benefícios econômicos?

5. Como a diversidade de um ecossistema afeta sua capacidade em resistir à variação ambiental?

6. Compare e confronte a extinção em massa e a extinção antropogênica.

7. Por quais mecanismos pode a fragmentação de *habitat* levar à extinção de espécies?

8. Por que as espécies introduzidas são normalmente uma ameaça à biodiversidade nativa?

9. Por que as doenças emergentes são uma preocupação para as espécies que não são diretamente afetadas por elas?

LEITURAS SUGERIDAS

Cardillo, M., et al. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309:1239–1241.

Ceballos, G., and J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology* 9:559–568.

Cincotta, R. P., J. Wisnewski, and R. Engelman. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404:990–992.

Daszak, P., A. A. Cunningham, and A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife—Threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443–449.

Firestone, R. B., et al. 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:16016–16021.

Fogarty, M. J., and S. A. Murawski. 1998. Large-scale disturbance and the structure of marine systems: Fishery impacts on Georges Bank. *Ecological Applications* 8:S6–S22.

Foin, T. C., et al. 1998. Improving recovery planning for threatened and endangered species. *BioScience* 48:177–184.

Hadfield, M. G., S. E. Miller, and A. H. Carwile. 1993. The decimation of endemic Hawaiian tree snails by alien predators. *American Zoologist* 33:610–622.

Haig, S. M., J. R. Belthoff, and D. H. Allen. 1993. Population viability analysis for a small population of red-cockaded woodpeckers and an evaluation of enhancement strategies. *Conservation Biology* 7:289–301.

Harvell, C. D., et al. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296:2158–2162.

Holdaway, R. N., and C. Jacomb. 2000. Rapid extinction of the moas (Aves: Dinornithiformes): Model, test, and implications. *Science* 287:2250–2254.

Kideys, A. E. 2000. Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science* 297:1482–1484.

Lips, K. R., et al. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:3165–3170.

Marmontel, M., S. R. Humphrey, and T. J. O'Shea. 1997. Population viability of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostrus*), 1976–1991. *Conservation Biology* 11:467–481.

McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:495–516.

Miller, G. H., et al. 2005. Ecosystem collapse in Pleistocene Australia and a human role in megafaunal extinction. *Science* 309:287–290.

Myers, N., et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.

Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12:39–45.

Naeem, S., D. R. Hahn, and G. Schuurman. 2000. Producer–decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature* 403:762–764.

Noon, B. R., and K. S. McKelvey. 1996. Management of the spotted owl: A case history in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:135–162.

Pimentel, D., et al. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50:53–65.

Pressey, R. L., et al. 2007. Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* 22:583–592.

Prins, H. H. T., and H. P. Vanderjeugd. 1993. Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology* 81:305–314.

Sax, D. F., S. D. Gaines, and J. H. Brown. 2002. Species invasions exceed extinctions on islands world-wide: A comparative study of plants and birds. *American Naturalist* 160:766–783.

Sharam, G., A. R. E. Sinclair, and R. Turkington. 2006. Establishment of broad-leaved thickets in Serengeti, Tanzania: The influence of fire, browsers, grass competition, and elephants. *Biotropica* 38:599–605.

Struhsaker, T. T., P. J. Struhsaker, and K. S. Siex. 2005. Conserving Africa's rain forests: Problems in protected areas and possible solutions. *Biological Conservation* 123:45–54.

Tilman, D., et al. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300–1302.

Wilcove, D. S., et al. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48:607–615.

CAPÍTULO 27

Desenvolvimento Econômico e Ecologia Global

Os humanos são os grandes atores da superfície da Terra, e as atividades coletivas de quase 7 bilhões de pessoas têm causado profundas mudanças em nosso ambiente. Para dar apenas um exemplo, a imprensa popular, assim como a literatura científica, tem apresentado muitas discussões recentes sobre os efeitos das emissões de dióxido de carbono (CO_2) da queima de combustíveis fósseis — carvão, petróleo e gás natural — sobre o clima global. O CO_2 é um gás de estufa, e seu aumento na atmosfera, de quase 20% nos últimos 50 anos, contribuiu para um aumento nas temperaturas médias globais durante o último século. Uma outra fonte de aumento das emissões de CO_2 é a queima de florestas. Incêndios devastadores estão aumentando em extensão e duração devido a recentes secas severas em muitas áreas tropicais. Alguns dos piores incêndios registrados ocorreram recentemente na Indonésia, especialmente nas ilhas de Sumatra e Borneo, onde as condições de estações secas anuais são amplificadas durante os anos de evento *El Niño* (veja o Capítulo 4). Em 1982–1983, mais de 3,7 milhões de hectares (37.000 km²) de floresta pluvial e plantações queimaram em Borneo. Outros 2 milhões de hectares queimaram durante o evento *El Niño* de 1997–1998. Os últimos incêndios resultaram numa perda econômica de mais de 9,3 bilhões de dólares e produziram uma fumaça sufocante que cobriu toda a área durante meses. Estes incêndios liberaram uma estimativa de 0,8–2,6 bilhões de toneladas de carbono para a atmosfera, uma quantidade correspondente a 13–40% de toda a produção de carbono global anual naquela época pela queima de combustíveis fósseis. Pouco foi feito para obstruir esta perda desnecessária de recursos e as contribuições resultantes para a poluição atmosférica e os gases de estufa. Os incêndios que aconteceram em 2006 estavam entre os mais devastadores (Fig. 27.1).

Muitas das florestas pluviais dessa região do sudeste da Ásia são incomuns no sentido de que se desenvolvem sobre depósitos extensos de material quase puramente orgânico. Estes depósitos de turfa podem ter até 12 m de profundidade. Os incêndios que começam nestes depósitos são difíceis de extinguir, e um desmatamento disseminado da floresta que o cobre para produzir madeira tem secado a turfa e aumentado a probabilidade da ignição de incêndios. A Dra. Susan Page, do Departamento de Geografia, Universidade de Leicester, no Reino Unido, estima que estes depósitos de turfa estão entre os maiores depósitos de carbono

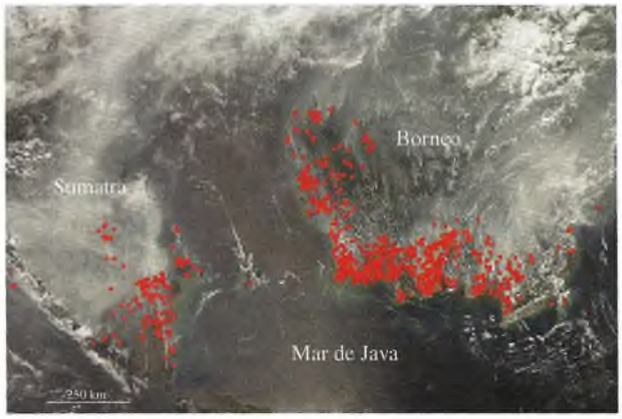


FIG. 27.1 Fumaça de queimadas de agricultura e incêndios de florestas aumentam as concentrações de CO_2 atmosférico. Esta imagem de satélite mostra incêndios queimando em Sumatra (esquerda) e Borneo (direita) no fim de setembro e início de outubro de 2006. Estes incêndios cobriram uma ampla região com fumaça que interrompeu o tráfego aéreo e das estradas e levou a qualidade do ar para níveis não saudáveis. Os locais dos incêndios queimando aparecem em vermelho. Imagem criada na NASA por Jesse Allen, Earth Observatory, usando dados fornecidos de cortesia da equipe do MODIS Rapid Response.

orgânico da Terra, rivalizando com o carbono armazenado nas florestas boreais e na tundra na América do Norte e da Eurásia. Proteger estas florestas é importante não apenas para impedir a liberação de maciças quantidades de CO_2 para a atmosfera, em detrimento do clima global, mas também para conservar a biodiversidade única da região, que é o lar por exemplo das maiores populações remanescentes de orangotangos.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os processos ecológicos guardam a chave da política ambiental
- As atividades humanas ameaçam os processos ecológicos locais
- As toxinas impõem riscos ambientais locais e globais
- A poluição atmosférica ameaça o ambiente numa escala global
- A ecologia humana é o último desafio

Nós temos separado, ou planejamos separar, grandes áreas dos ambientes naturais da Terra como reservas para manter sua capacidade de sustentar as espécies. Mas o que dizer dos outros 90% ou tanto que têm sido, ou logo virão a ser, convertidos em sistemas manejados para sustentar a população humana — dedicados a moradia, produção de alimento, plantação de madeira, produção mineral, caça e recreação? Podem estes ecossistemas manejados sustentar uma expansão indefinida da população humana numa alta qualidade de vida? Podem eles servir algumas das mesmas funções dos ecossistemas naturais, ou as reservas da natureza permanecerão em forte contraste com os ambientes completamente alterados e dominados pelos humanos e suas espécies domesticadas?

Uma biosfera sustentável é improvável enquanto a população humana continuar a crescer. A Terra não oferece novas regiões para os humanos colonizarem. Exceto por certas partes dos trópicos úmidos, muitos dos quais não podem sustentar densas populações humanas, a maior parte das áreas habitáveis da Terra já foram ocupadas (Fig. 27.2). Aumentos adicionais de população levaram a uma ocupação adicional, não apenas esgarçando o tecido social humano, mas também o dos sistemas de suporte à vida do ambiente.

O pessimismo vem fácil no atual clima ambiental, mas há também espaço para o otimismo. Muitos programas visando limpar o ambiente e proteger as espécies ameaçadas têm tido um inegável sucesso. Nos Estados Unidos, a Lei do Ar Limpo (*Clean Air Act*, 1970), a Lei da Água Limpa (*Clean Water Act*, 1972) e a Lei das Espécies Ameaçadas (1973) resultaram numa considerável proteção do ambiente. Outros países adotaram legislação semelhante, e os acordos internacionais respondem a questões diversas como a poluição do ar, as emissões de dióxido de carbono e o comércio de espécies ameaçadas. Estes sucessos não limitaram o desenvolvimento dos países. Soluções relativamente diretas de ecologia e de engenharia existem para a maior parte dos problemas ambientais. Mais importante ainda, as pessoas por todo o planeta compartilham uma profunda preocupação com seus ambientes. O desafio aos ecólogos é proporcionar informação científica necessária a desenvolver um consenso social,

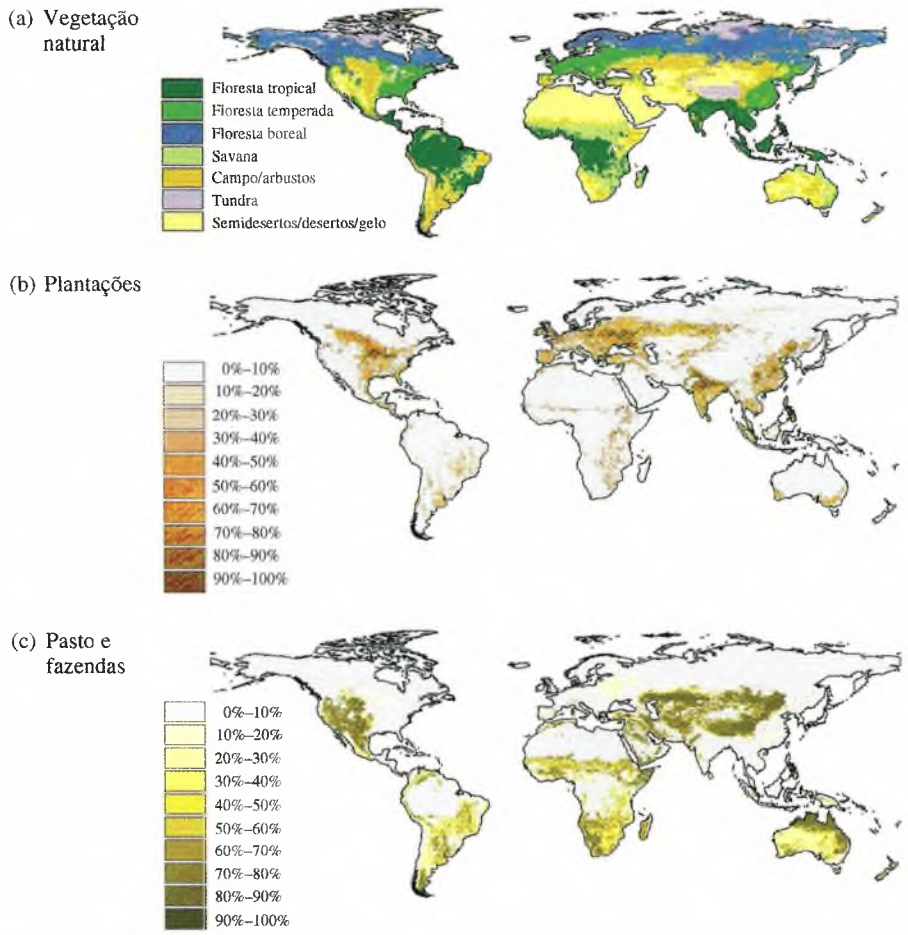


FIG. 27.2 A maior parte das áreas terrestres adequadas do planeta já foi convertida em plantações, pastos ou fazendas. (a) Vegetação natural potencial na ausência de atividade humana. As áreas adequadas a tundra, floresta boreal, floresta tropical e desertos não são adequadas à intensa exploração para agricultura, mas são fontes de madeira e minerais, incluindo óleo. (b, c) Proporções de terra coberta por (b) plantações e (c) pastos ou fazendas. De J. A. Foley et al. *Science* 309:570–574 (2005), reimpresso com permissão da AAAS.

construir um compromisso político e informar os tomadores de decisão sobre as questões relativas ao ambiente.

Os processos ecológicos guardam a chave da política ambiental

Por todo este livro, discutimos os processos envolvidos na produção biológica, a circulação de elementos e a regulação de comunidades e ecossistemas. No capítulo anterior, vimos como uma compreensão dos processos ecológicos pode contribuir para a conservação de determinadas populações e espécies, bem como para preservação da biodiversidade de modo mais geral. Aqui consideraremos os papéis dos processos ecológicos para sustentar o funcionamento dos ecossistemas e atender as necessidades da população humana. Estes processos ocorrem tanto em ecossistemas manejados quanto nos ecossistemas naturais.

Dois aspectos chave da função ecossistêmica são a canalização da energia e a contínua reciclagem dos materiais. Nos ecossistemas naturais, a fonte primária de energia é a luz do Sol. A reciclagem é executada por diversos processos regenerativos, alguns dos quais físicos ou químicos, outros biológicos. Qualquer desequilíbrio que leva à acumulação ou depleção de algum componente do ecossistema é normalmente corrigido pelos processos dinâmicos autossustentáveis. Por exemplo, quando a matéria orgânica morta se acumula no sistema, os detritívoros tendem a aumentar em número e consumir o excesso de detritos. Quando os herbívoros aumentam muito e começam a deplecionar seus recursos alimentares, os fatores dependentes da densidade controlam o crescimento populacional e tendem a restaurar uma relação sustentável entre consumidores e recursos.

Estes processos restaurativos podem ser físicos, mas normalmente envolvem transformações biológicas. Da composição da atmosfera até o caráter mais básico de muitos ambientes, os organismos vivos modificam grandemente as condições dos ecossistemas da Terra e são responsáveis pela manutenção de sua adequabilidade à vida. Quando os processos ecológicos naturais são rompidos, os ecossistemas podem não ser capazes de se automanterem. Em nenhuma outra parte esse resultado se apresenta de forma mais dramática do que na diminuição da fertilidade do solo, no aumento do escoamento superficial, na erosão e na sedimentação de córregos e rios, e na liberação de CO_2 na atmosfera após o desmatamento de florestas pluviais tropicais (veja o Capítulo 24). Manter uma biosfera sustentável requer que nós conservemos os processos ecológicos responsáveis por sua produtividade.

As atividades humanas ameaçam os processos ecológicos locais

Todas as atividades humanas têm consequências para o ambiente. O objetivo de pescar, por exemplo, é coletar recurso alimentar para o consumo humano. Contudo, quando maximizamos os retornos de curto prazo de um pesqueiro, os estoques de peixes selecionados são reduzidos, ou mesmo colapsam, e nossa atenção se volta para outras populações menos desejáveis mas ainda exploráveis. Podemos ver este padrão na pesca comercial da baleia, na qual uma espécie após a outra foi caçada até quase a extinção. As populações de jubarte, franca, baleia-da-groenlândia e baleia cinzenta foram dizimadas durante o século 19. Durante o século 20, uma indústria baleeira melhor equipada voltou sua atenção para a baleia-azul, mais lucrativa, até que a pesca comercial daquela espécie também declinou para níveis não econômicos durante meados do século. Os baleeiros mudaram então para a baleia-fin, cuja captura caiu precipitadamente entre 1965 e 1975, e então para espécies menos e menos lucrativas, como o cachalote e, finalmente, para as baleias-sei (Fig. 27.3). Sob as leis atuais, incluindo uma moratória total sobre a pesca de baleia desde 1985, algumas populações de baleias, como a cinzenta, a da-groelândia e a jubarte, estão agora crescendo em taxas de quase 2% ao ano.

Outros pesqueiros, como aqueles anterior e imensamente lucrativos da sardinha (*Sardinops*) do oeste da América do Norte, não se recuperaram após a sobre-exploração. É possível que os estoques de sardinha tenham sido empurrados abaixo dos níveis nos quais eles poderiam se recuperar e que o ecossistema inteiro mudou, tal que a sardinha não é mais um elo proeminente na cadeia alimentar. O interessante é que, após o colapso do pesqueiro de sardinha na Califórnia no início da década de 1950, as anchovas (*Engraulis*) aumentaram e são agora a base de uma pesca ativa.

As consequências das atividades humanas são normalmente menos diretas, contudo. Para proporcionar um exemplo relativamente claro, o desmatamento de terras de bacias para agricultura ou madeira normalmente leva à erosão e deposição de silte corrente abaixo a partir da bacia durante longos períodos. Assim, os *habitats* ribeirinhos podem ser alterados e os reservatórios atrás das represas serem preenchidos com sedimento. A erosão de terras de madeira em Queensland, na Austrália, está causando danos aos rios e à grande barreira de recifes ao largo da costa. Olharemos mais alguns exemplos de efeitos diretos e indire-

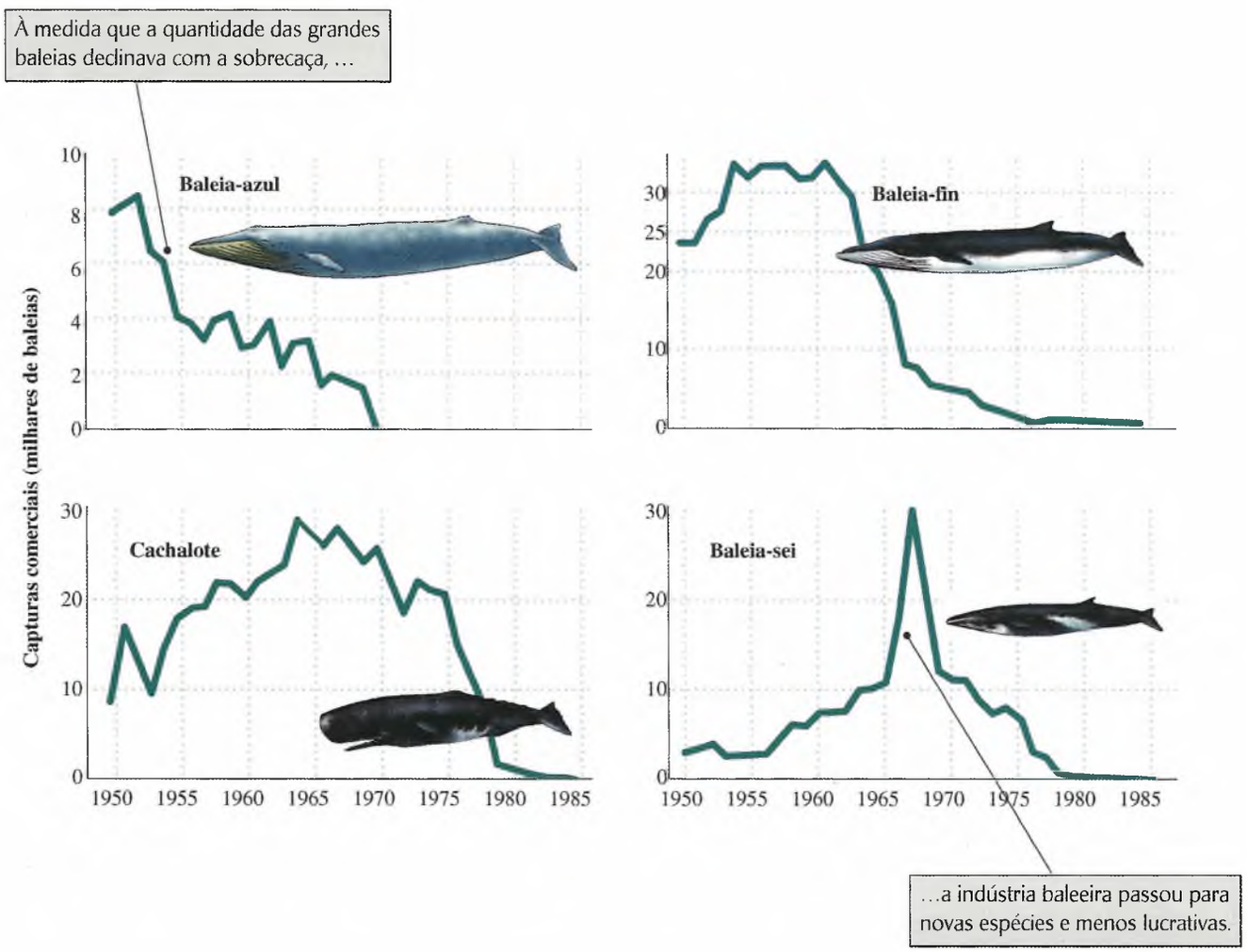


FIG. 27.3 A indústria baleeira passou para novas espécies menos lucrativas à medida que as populações das espécies mais caçadas diminuíram. As capturas comerciais de quatro tipos de baleias durante meados do século 20 ilustram essa mudança. Segundo R. Payne, in W. Jackson (ed), *Man and the Environment*, 2nd ed., W. C. Brown, Dubuque, Iowa (1973), p.143.

tos das atividades humanas e consideraremos diferentes tipos de ameaças aos processos ecológicos locais.

Sobre-exploração

A pesca, a caça, a pastagem, a coleta para uso como combustível e a exploração da madeira são interações clássicas consumidor–recurso. Na maioria dos ecossistemas naturais, essas interações atingem estados estacionários porque, à medida que o recurso se torna escasso, a eficiência da exploração continuada cai. As populações de consumidores então começam a declinar ou buscam fontes alternativas até que os consumidores do primeiro recurso sejam trazidos de volta ao equilíbrio. A eficiência do consumidor e a capacidade dos recursos em resistir à exploração são características de consumidores e de recursos que evoluíram ao longo de longos períodos de interação (veja o Capítulo 17).

Nos sistemas econômicos, as interações consumidor–recurso podem também entrar em equilíbrio, porque à medida que os recursos se tornam escassos e seu preço aumenta, a demanda por aquele recurso cai; as pessoas vivem sem ele ou encontram alternativas menos dispendiosas. Contudo, como o nosso uso de ferramentas nos tornou exploradores muito eficientes dos sistemas naturais, nossos recursos podem não se tornar escassos até que estejam quase completamente eliminados e sejam incapazes de se sustentarem em qualquer nível de exploração. Nossas habilidades tecnológicas avançaram muito rapidamente para a natureza manter o passo. Consequentemente, muitos ecossistemas que historicamente sustentaram uma população humana esparsa, como as vastas florestas e pradarias que foram lar dos norte-americanos nativos por milhares de anos, estão agora convertidos em usos mais intensivos e se tornaram degradados em muitas áreas.

Uma vez que a Terra seja sugada de seus nutrientes, a população humana pode perder a base do recurso de que ela precisa para sustentar a si mesma. Onde a população não pode mais se mover para outras áreas ou mudar de fonte de alimento, o prognóstico do controle populacional pela fome e suas doenças associadas, e por sofrimento social, pode se tornar uma realidade. A falta de alimento está quase ocorrendo em algumas partes do mundo. Na África subsaariana, a sobrepastagem e a coleta de madeira para combustível têm deixado pouca vegetação para sustentar os humanos ou qualquer outra forma de vida. Em outras partes do mundo, vastas áreas de terra anteriormente produtiva têm sido transformadas em rejeitos pelas práticas de uso da terra locais (Fig. 27.4).

Embora boa parte dos trópicos possa sustentar uma agricultura intensiva, particularmente em regiões montanhosas com solos vulcânicos, a alta produtividade de grandes partes dos trópicos depende da presença da vegetação natural (veja o Capítulo 24). Como os solos tropicais antigos dos baixios contêm poucos nutrientes, a fertilidade de muitos ecossistemas tropicais é mantida pela constante reciclagem de nutrientes entre os detritos e as plantas vivas. Quebre o ciclo através do desmatamento, e os nutrientes são perdidos. Em grande parte da Bacia Amazônica, áreas de floresta desmatada para pasto de gado tornam-se tão inférteis que devem ser abandonadas apenas após 3 anos de exploração. Após a vegetação ter sido cortada e queimada, a pastagem do gado remove os últimos nutrientes remanescentes do solo. Na verdade, as florestas se regenerarão, mas muitas décadas ou mesmo séculos deverão se passar antes que a fertilidade natural no ecossistema seja restaurada.

Muitas populações humanas nos trópicos se mantêm pela prática da agricultura itinerante, na qual pequenos lotes de floresta são cortados, as árvores queimadas para liberar nutrientes no solo, plantadas por 2 ou 3 anos, e então abandonadas em favor de um novo lote (Fig. 27.5). Um típico lote se restaura suficientemente para repetir este processo em 50–100 anos. De acordo com isso, enquanto somente 1%–2% da floresta for cortada a cada ano, e então talvez 2%–6% estejam sob cultivo em qualquer tempo, a terra pode sustentar esta prática. Este tipo de agricultura requer pouco trabalho, materiais ou energia, e tira vantagem dos processos naturais do desenvolvimento da floresta tropical, mas ele sustenta somente populações humanas esparsas. Quando a terra é cultivada mais intensamente com arado, fertilização, irrigação e retirada das plantas invasoras, a produtividade e a sustentabilidade a longo prazo podem aumentar grandemente, mas também o gasto de materiais e o trabalho necessários, e assim também o custo dos produtos cultivados.

FIG. 27.4 Em muitas partes do mundo, o uso da terra pelos humanos deixa a terra improdutiva. A sobrepastagem por cabras removeu a maior parte da vegetação acima do solo neste bosque em Madagascar. Fotografia de Walt Anderson/Visuals Unlimited.

FIG. 27.5 A agricultura itinerante pode ser uma prática sustentável. Pequenas fazendas de subsistência, como esta em Dominica, podem proporcionar grande parte dos requisitos alimentares de uma família sem sobre-estressar o ambiente, enquanto a densidade populacional humana for baixa. Fotografia de Tom Bean/Corbis.

Muitas regiões tropicais carecem de recursos minerais abundantes, e seus povos devem se basear nas exportações da agricultura para pagar pelos alimentos básicos mais caros e importar os bens manufaturados essenciais a um alto padrão de vida. Portanto, as áreas tropicais têm sido desmatadas para cultivar agricultura comercial para outras partes do mundo: café, açúcar, bananas, e carne exportação, para ficar apenas em alguns exemplos. Enquanto este tipo de agricultura for sustentável em alguns solos, em grande parte dos trópicos ele levará a um declínio tão severo da produtividade natural do ambiente que os usos alternativos sustentáveis da terra talvez não possam mais ser possíveis.

Há muitas maneiras de reduzir estes problemas. Entre as soluções mais eficientes está a de limitar a exportação de populações recurso na produtividade máxima sustentável (número de indivíduos que podem ser removidos sem deplecionar a taxa de crescimento da população recurso), implementando usos sustentáveis alternativos da terra, aumentando a intensidade da agricultura na terra que a sustentará e aprimorando a distribuição de alimentos das áreas produtivas para as áreas de consumo. A maior parte destas soluções tem um preço. Planejar para o uso sustentável reduz os retornos de curto prazo, e estas perdas devem ser compensadas em algum outro lugar para manter o bem-estar material da população humana. Aumentar a intensidade da agricultura exige entradas desproporcionalmente maiores de energia, trabalho e fertilizantes químicos, cada um trazendo seus próprios problemas. Basear-se em plantações selecionadas ou geneticamente modificadas para uma produção alta de alimento pode tornar a agricultura mais vulnerável a pragas e doenças.

Prover populações maiores também tem custos humanos. Os segmentos da população humana que são forçados pela terra empobrecida a importar alimento devem também receber dinheiro para comprá-lo; de outra forma, eles reduzirão seu *status* de bem-estar e imporão uma carga aos outros segmentos da população. Enquanto o crescimento da população humana local não refletir a abundância dos recursos locais, os desequilíbrios entre os consumidores humanos e seus recursos continuarão a piorar.

Introdução de espécies

Intencionalmente ou não, os humanos têm levado outras espécies para toda parte para onde viajam. Os aborígenes trouxeram os dingos (cachorros semidomesticados) para a Austrália; os polinésios trouxeram os ratos para o Havaí. Naturalmente, os movimentos globais das espécies pela ação humana aumentaram imensamente após os europeus começarem a colonizar a maior parte do mundo cerca de 500 anos atrás. Estima-se que cerca de 50.000 espécies não nativas foram introduzidas nos Estados Unidos. Estas espécies incluíam variedades comestíveis e de horticultura de plantas e suas pragas; árvores de valor comercial, animais domesticados para uso no trabalho ou alimento ou carne; animais familiares de quintal, especialmente as aves; mamíferos para a caça de esporte; patógenos humanos; e frequentadores da habitação e do transporte humano, como as baratas e os dentes-de-leão. O resultado desse movimento de espécies entre os continentes é uma flora e fauna globalmente distribuídas em espécies alienígenas que têm em alguns casos deslocado ou completamente alterado as biotas locais. Mais de 40% das espécies listadas sob a Lei de Espécies Ameaçadas dos Estados Unidos estão ameaçadas por causa da competição, predação, parasitismo e herbivoria de espécies introduzidas.

A maior parte da área da Nova Zelândia agora sustenta uma flora e fauna predominantemente alienígenas (Fig. 27.6). A maior parte da floresta nativa foi cortada há muito tempo e substituída por pinheiros da América do Norte e eucaliptos da Austrália. Os moas (grandes aves sem voo que pastavam a vegetação e comiam as frutas) foram mortos pelos nativos maoris antes de os europeus chegarem, e os carneiros agora assumiram seu lugar. A maior parte das aves do interior são aquelas que foram transplantadas da Inglaterra para minimizar a saudade dos primeiros colonizadores. Somente na ponta do sul da Nova Zelândia florestas nativas de fato de faia-do-sul (*Nothofagus*) persistem em montanhas úmidas e remotas. Das 2.500 espécies de plantas da Nova Zelândia, cerca de 500 são introduções naturalizadas, e elas são hoje a maior parte da vegetação atual. Estas plantas introduzidas prosperam por diversas razões. A maior parte do *habitat* natural na Nova Zelândia foi grandemente perturbado por madeireiras, agricultura e gado, que tornaram a invasão por ervas de espécies europeias, acostumadas à perturbação e a paisagens intensamente cultivadas, relativamente fácil. Além disso, devido à sua diversidade comparativamente baixa e simplicidade de estrutura da comunidade, os ecossistemas de ilhas tendem a ser mais fáceis de invadir do que os ecossistemas continentais — simplesmente há menos competidores nativos.

Embora as espécies introduzidas possam deslocar plantas e animais nativos, elas não necessariamente rompem com o funcionamento do ecossistema. As espécies introduzidas normalmente assumem os papéis ecológicos das espécies nativas que substituem. Contudo, os efeitos das espécies introduzidas são difíceis de prever. Nos sistemas aquáticos, em particular, a introdução de consumidores nos níveis tróficos mais altos altera seriamente o funcionamento do ecossistema e causa mudanças básicas na estrutura da comunidade. Como vimos no Capítulo 26, a introdução de um único consumidor chave, como a perca-do-nilo, pode mudar o caráter de um *habitat* de um estado para outro qualitativamente diferente.

Os polinésios chegaram na pequena ilha de Rapa Nui (Ilha de Páscoa) do Pacífico Sul (164 km^2) em cerca de 1.200 d.C. A população polinésia da Ilha de Páscoa tinha aumentado para talvez 10.000–15.000 por volta de 1.600. A ilha é famosa pelas gigantescas cabeças de pedra manufaturadas por essa cultura altamente desenvolvida (Fig. 27.7). Antes de os humanos chegarem, a ilha sustentava uma luxuriante floresta de palmeiras. Contudo, pela época em que os primeiros europeus atingiram a ilha, no domingo de Páscoa de 1722, a floresta tinha desaparecido, e a população tinha declinado para somente uns poucos milhares de indivíduos. A sociedade e sua cultura experimentaram um colapso catastrófico. O biogeógrafo Jared Diamond, da UCLA, retratou Rapa Nui como exemplo dramático das consequências da sobre-exploração de recursos na esteira do crescimento de uma população não controlada. A população local sem dúvida foi responsável pelo desmatamento das florestas de palmeiras dominantes, que levou à erosão e pobreza da fertilidade do solo, mas eles também tiveram ajuda. Como aconteceu em outras partes do Pacífico, os polinésios trouxeram uma espécie comensal com eles: o rato polinésio. Acontece que os ratos adoram sementes de palmeiras. A população de ratos aumentou tanto no banquete local que poucas sementes de palmeiras escaparam da predação para germinar e substituir as árvores cortadas pela população local. Como a árvore dominante é incapaz de se regenerar, não é surpresa que a floresta, que sustenta a produtividade da ilha, tenha desaparecido.

(a)

(b)

FIG. 27.6 Poucas paisagens nativas permanecem na Nova Zelândia. (a) Esta comunidade de floresta nativa é rara na Nova Zelândia de hoje. (b) A maior parte das florestas nativas foi substituída por paisagens de agricultura com plantas e animais introduzidos da Europa. Fotografia de R. E. Ricklefs.

FIG. 27.7 A introdução de espécies pode causar o colapso dos ecossistemas. Rapa Nui (Ilha de Páscoa) uma vez foi coberta por uma luxuriante floresta de palmeiras, mas a predação das sementes pelo rato polinésio introduzido, em combinação com a sobre-exploração humana, degradou severamente este sistema. Wolfgang Kaehler/Corbis.

Conversão de *habitat*

A conversão dos ecossistemas naturais em usos humanos traz seu próprio conjunto de problemas. Como mostrado nos eventos de Rapa Nui, alterar a natureza básica de um *habitat* normalmente perturba os processos naturais de regeneração e controle do funcionamento do ecossistema. Cortar uma floresta tropical sobre um solo pobre em nutrientes quebra o ciclo delicado de nutrientes que mantém a produtividade da floresta. Isso também altera grandemente a estrutura física do solo, expondo-o a crescentes lixiviamento e insolação. A produtividade da terra diminui precipitadamente, e a erosão do solo pode crescer dez vezes ou mais.

Os problemas associados com a conversão de *habitat* não estão restritos a florestas tropicais. Nas pradarias da América do Norte, o arado destruiu a densa rede de raízes das herbáceas perenes que anteriormente mantinham o solo estruturado. Uma seca prolongada nos Estados Unidos central durante as décadas de 1920 e 1930 transformou as pradarias anteriormente convertidas em plantações numa "bacia de poeira" de solo esvoaçante (Fig. 27.8). O

FIG. 27.8 Arar a terra de uma pradaria contribuiu para a criação da bacia de poeira do meio-oeste. Esta fazenda no meio-oeste dos Estados Unidos foi abandonada durante a época da bacia de poeira em 1937. Cortesia do U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

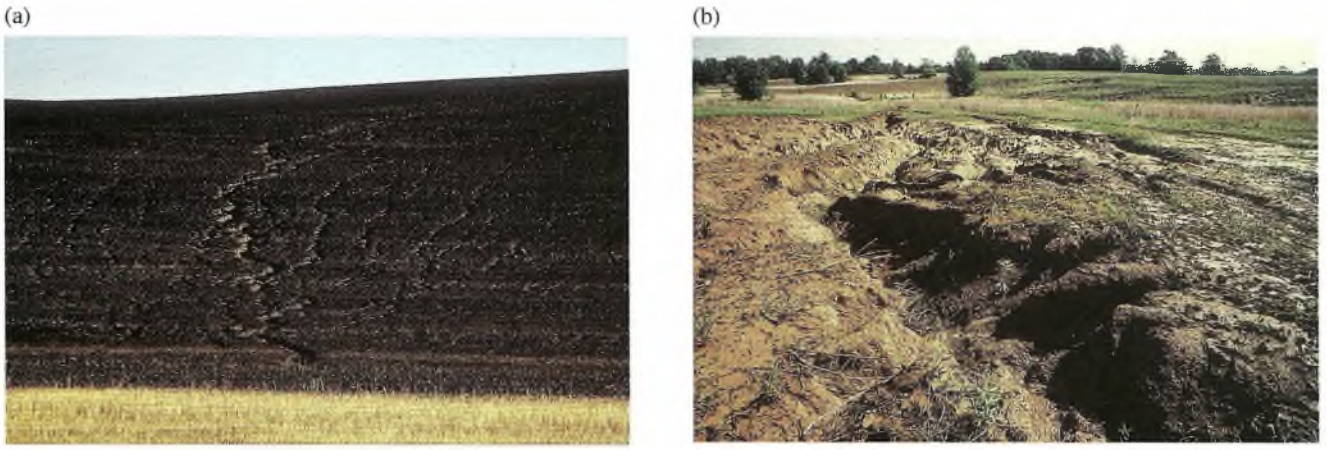


FIG. 27.9 Cerca de 1% da camada superior do solo da Terra é erodido a cada ano. A erosão do solo e a formação de voçorocas provavelmente ocorrerão em terras aradas (a, Whitman County, Washington), e em terras fortemente pastadas (b, Shelby County, Tennessee). Fotografias de Tim McCabe, cortesia do U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

inventário global de camada superior de solo — as camadas superiores ricas em nutrientes do perfil do solo — de plantações está em cerca de 6.500 gigatoneladas (Gt). A erosão das plantações está atualmente em cerca de 100 Gt por ano, ou cinco vezes mais rápido do que uma nova camada de solo é formada. Assim, na taxa atual, as reservas de solo superior para plantação da terra serão deplecionadas, em média, em 65 anos, forçando os fazendeiros de muitas regiões a abandonar as regiões agora férteis para agricultura e se tornarem mais e mais dependentes dos fertilizantes químicos (Fig. 27.9).

Outros tipos de ecossistemas estão também sendo convertidos numa taxa alta. Os alagados de manguezais proporcionam uma proteção natural para as linhas costeiras de muitas partes dos trópicos. Onde foram eliminados para combustível, fazenda de camarões e aterros, as costas foram deixadas nuas, permitindo a inundação das águas empurradas por furacões. Analogamente, represar rios traz o benefício do controle de fluxo, um suprimento aumentado de água e a geração de energia, mas também aumenta o transporte de sedimentos, bloqueia as migrações de peixes, altera as condições da água a jusante e pode mesmo mudar o clima local.

A irrigação e o uso da água

A água faz o deserto florescer. A espécie humana vem empregando vários esquemas de irrigação para aumentar a produtividade da terra desde o início da agricultura (Fig. 27.10). Só recentemente, contudo, a irrigação foi aplicada em escalas imensas numa terra que de outra forma seria inadequada para a agricultura. Os benefícios são tremendos, mas também os custos, muitos dos quais aparecem somente após anos de irrigação lucrativa. Os principais custos são os efeitos negativos ambientais do desenvolvimento de represas, poços, canais e diques exigidos para sustentar a irrigação: a depleção dos aquíferos; lençóis de águas rebaixados onde os poços são a fonte da água de irrigação; acúmulo de sais nos solos à medida que a água da irrigação se evapora nas zonas áridas; redução da qualidade do lençol de água através da concentração de elementos tóxicos naturalmente ocorrendo e a introdução de pesticidas e fertilizantes; e transmissão de doenças por organismos aquáticos. Na maior parte dos lugares, os custos de levar a água até as plantações — incluindo a carga de problemas ambientais futuros — passam despercebidos, mas são distribuídos à grande população através de taxas e outros subsídios.

A água surge como um dos recursos limitantes mais críticos para a população humana. Uma estimativa recente da água doce disponível globalmente do escoamento superficial de rios e do recalque da água subterrânea foi da ordem de 50.000 quilômetros cúbicos (km^3) por ano. Contudo, grande parte dessa água, incluindo o escoamento de tempestades e a descarga de rios em áreas remotas, está inacessível. Assim, somente cerca de 12.000 km^3 por ano estão de fato disponíveis para o uso humano. O uso humano da água atualmente atinge cerca de 5.000 km^3 por ano: deste total, 3.500 km^3 são para a agricultura, 1.000 km^3 para a indústria (incluindo produção de energia) e 500 km^3 para uso doméstico. A demanda por água não é uniforme de região para região, e não combina com a distribuição da chuva. Assim, enquanto algumas regiões do mundo continuam a ter suprimentos abundantes de água, outras passam sede (Fig. 27.11). As tendências atuais do uso e disponibilidade da água sugerem que metade dos países do mundo enfrentarão falta de água por volta de 2025, e três quartos passarão por escassez de água por volta de 2050.

Boa parte dessa escassez poderia ser aliviada por diversas formas de economizar água. Por exemplo, cerca de 1,5 m^3 de água é exigido para produzir um quilograma de grãos de cereais, em comparação com 6–15 m^3 para produzir um quilograma de carne ou aves. Assim, comer mais grãos e menos carne reduziria a pressão sobre os suprimentos de água. A geração de energia eólica e solar exige muito menos água por quilowatt de eletricidade do que a queima de combustíveis fósseis e usinas de energia nuclear. A água usada para gerar energia hidroelétrica permanece disponível para outros usos. À medida que o mundo se torna mais industrializado, o uso industrial da água aumentará seu preço e reduzirá sua qualidade ao poluí-la com rejeitos industriais. Contudo, as tecnologias existem para aumentar a eficiência do uso da água e reduzir os rejeitos nos efluentes industriais.

Lembre-se, do Capítulo 24, de que o escoamento superficial de esgoto e os fertilizantes da agricultura podem fazer com que "zonas mortas" hipóxicas se desenvolvam em rios, lagos e

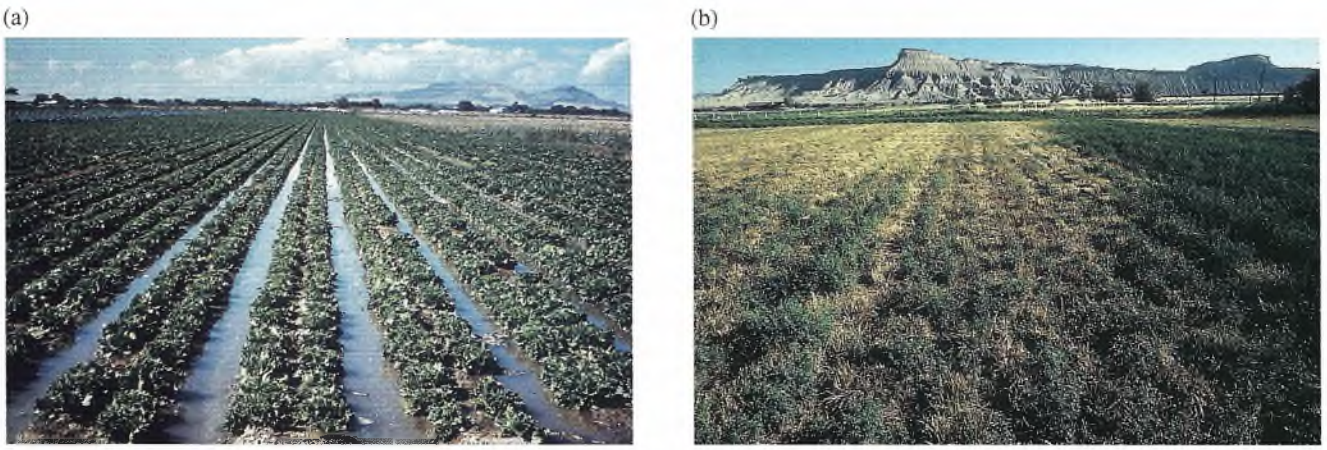


FIG. 27.10 A irrigação tem tanto benefícios quanto custos. (a) A irrigação pode transformar um deserto numa fazenda produtiva, como os sulcos de irrigação de algodão fizeram no Imperial Valley do sul da Califórnia. (b) Contudo, a acumulação de sais no solo que se segue à irrigação pode danificar as plantações, como aconteceu neste campo de alfafa irrigado no Colorado. Fotografias de Tim McCabe, cortesia do U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service.

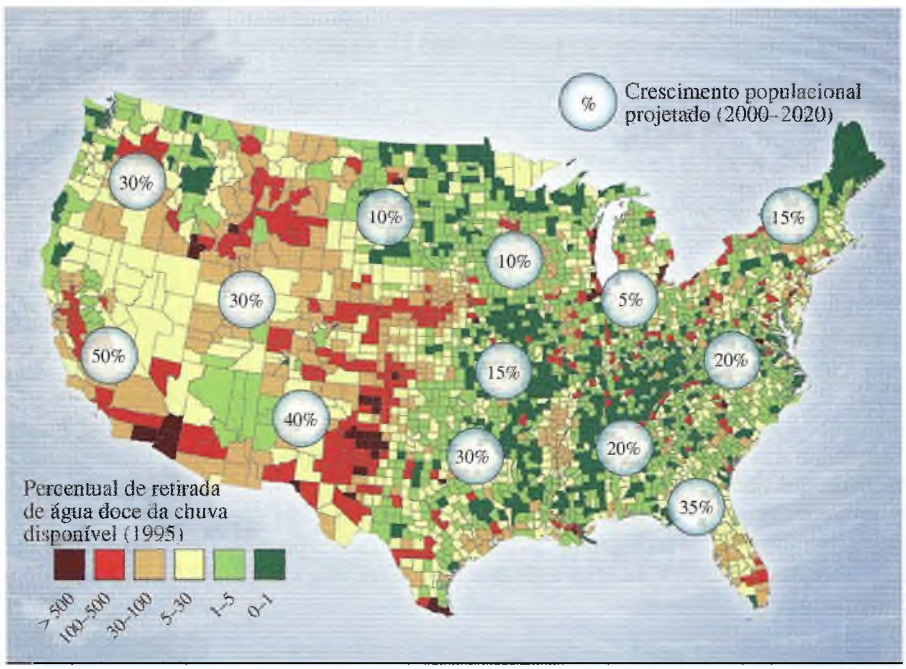


FIG. 27.11 O uso da água excede em muito os suprimentos em muitas partes do oeste dos Estados Unidos. A falta de água como um percentual dos suprimentos de água doce disponíveis é mostrada por condado. Estas faltas refletem a irrigação, a geração de energia e o consumo de uso doméstico. O crescimento da população humana durante os anos seguintes será mais alto nas áreas mais carentes de água, particularmente no oeste e no sul. Segundo M. Hightower e S. A. Pierce, *Nature* 452:285–286 (2008).

águas costeiras (Fig. 27.12). Antes que a poluição da água fosse colocada sob estritos controles na América do Norte e na Europa, grandes seções dos grandes rios se tornaram completamente anóxicas, eliminando as populações de peixes locais e impedindo a migração de outras espécies, como o sável e o salmão, entre o oceano e as cabeceiras dos rios que são suas áreas de reprodução. Em geral, cortar as fontes de rejeito orgânico, seja desviando as entradas para corpos maiores de água que podem absorvê-las ou aprimorando o tratamento do esgoto, pode restaurar as condições naturais. Onde estas soluções foram implementadas, seus custos foram mais do que compensados no longo prazo pelos benefícios de uma melhor qualidade de água para os pesqueiros, saúde pública e recreação.

As toxinas impõem riscos ambientais locais e globais

As toxinas são venenos que matam os animais e as plantas interferindo com suas funções fisiológicas. Muitas toxinas ocorrem naturalmente, mas as atividades humanas aumentaram sua acumulação no ambiente. As substâncias tóxicas podem ser divididas em diversas classes: ácidos, metais pesados, compostos orgânicos e substâncias radioativas são as mais notáveis. O modo mais eficiente de lidar com toxinas antropogênicas é reduzir sua entrada no ambiente através de uma recuperação e reciclagem mais eficientes. Contudo, muitas toxinas antropogênicas que já se acumularam no ambiente persistirão por longos períodos e exigirão uma remediação dispendiosa.

FIG. 27.12 A entrada de rejeitos orgânicos pode criar condições anóxicas nos ambientes aquáticos. Esta mortandade de peixes num riacho próximo a Colorado Springs, Colorado, foi causada pela deficiência de oxigênio relacionada com a poluição orgânica. Fotografia de Shane Anderson/Saturdaze.

Ácidos

As fontes antropogênicas de fortes ácidos são principalmente de dois tipos. A primeira são os compostos reduzidos de enxofre expostos ao ambiente da superfície em minas de carvão. As bactérias de enxofre oxidam as formas pura e reduzida do enxofre em sulfatos, que podem então ser convertidos em ácido sulfúrico nos córregos que drenam das áreas de mina — a assim chamada **drenagem ácida de mina**. Em alguns lugares, águas correntes tornam-se tão ácidas que esterilizam o ambiente aquático (veja a Fig. 23.18).

O segundo e mais disseminado problema é a **chuva ácida**. O carvão e o óleo não são hidrocarbonetos puros; contêm compostos de enxofre e de nitrogênio também. Acima de tudo, estes combustíveis fósseis são os remanescentes de plantas e animais que, quando vivos, continham nitrogênio e enxofre em suas proteínas e outras moléculas orgânicas. Queimar carvão e óleo, além de produzir CO_2 e vapor de água, libera óxidos de nitrogênio e de enxofre na atmosfera. Quando esses gases se dissolvem nas gotas de chuva, são convertidos em ácidos. Em áreas altamente industrializadas, o pH da chuva pode cair até entre 3 e 4, o que é 100 a 1.000 vezes mais ácido do que a chuva natural.

As consequências da chuva ácida têm sido severas em muitas regiões, como no nordeste dos Estados Unidos, no Canadá e na Escandinávia (veja o Capítulo 24). Os rios e os lagos nestas regiões tendem a ser oligotróficos e assim não contêm bases dissolvidas para contrabalançar as entradas de ácidos. Consequentemente, seu pH pode ficar tão baixo quanto 4, ácido o bastante para bloquear o crescimento ou mesmo matar os peixes e outros organismos. A chuva ácida pode também reduzir o pH do solo. Num pH baixo, os nutrientes do solo são lixiviados numa taxa mais alta, e os compostos de fósforo precipitam e se tornam disponíveis para assimilação pelas raízes das plantas. As soluções para a poluição da chuva ácida são principalmente tecnológicas e econômicas: filtrar os gases nocivos dos efluentes das usinas e dos automóveis, encontrar alternativas para a queima de combustíveis fósseis para energia, e reduzir a demanda total de energia. Mesmo quando as emissões de enxofre e nitrogênio são reduzidas, contudo, os ecossistemas podem não voltar ao normal durante décadas ou mesmo séculos.

Os biólogos estão agora preocupados com os crescentes níveis de CO_2 na atmosfera que estão acidificando as águas superficiais dos oceanos, e que esta mudança afetará adversamente muitos organismos marinhos que constroem conchas ou esqueletos de bicarbonato de cálcio. Embora os oceanos sejam um sumidouro para o CO_2 atmosférico, este CO_2 adicional dissolvido tenderá a aumentar sua acidez à medida que ele forma mais ácido carbônico (veja o Capítulo 23). As águas superficiais do oceano normalmente têm um pH ligeiramente básico de 8,2. Pelo fim de 1990, o pH tinha caído para 8,1, e projeta-se uma redução para 7,8 em um século. Estas mudanças podem parecer pequenas, mas crescentes concentrações de íons de bicarbonato (HCO_3^-) trabalham contra a formação biológica das conchas de carbonato de cálcio pelos foraminíferos, corais, crustáceos, moluscos e outros organismos marinhos de concha. A completa extensão das mudanças que poderiam resultar da acidificação das águas superficiais marinhas é difícil de prever, mas a maioria dos oceanógrafos e ecólogos marinhos concordam que ela causará algum deslocamento no funcionamento dos ecossistemas marinhos.

Metais pesados

Mesmo em baixas concentrações, o mercúrio, o arsênico, o chumbo, o cobre, o níquel, o zinco e outros metais pesados são tóxicos para a maioria das formas de vida. Eles foram introduzidos no ambiente em diversas formas, principalmente como rejeito de minas e derretimento de minerais (Fig. 27.13), como produtos de rejeitos de processos de manufaturação, como fungicidas (como o arsenato de chumbo), e através da queima de combustível com chumbo (embora não seja mais vendida nos Estados Unidos e na Europa Ocidental, a gasolina com chumbo é ainda usada amplamente em outras partes do mundo). Os efeitos dos metais pesados são variados, mas incluem interferência com a função neurológica dos vertebrados.

Muitos metais pesados tóxicos, incluindo o cobre e os particulados de níquel liberados na atmosfera por fundições, por fim se acumulam nos solos. A concentração de cobre atinge cerca de 30 ppm em solos temperados não poluídos. As concentrações além de 100 ppm afetam adversamente os musgos, liquens e grandes fungos. A abundância de minhocas cai dramaticamente acima de 1.000 ppm, e a maioria das plantas vasculares não pode tolerar concentrações acima de 5.000 ppm (0,5%). À medida que os fungos morrem, a decomposição de matéria orgânica e a nitrificação do nitrogênio orgânico no solo diminuem. Em um estudo na Suécia, em solos com níveis de cobre de 2.000 ppm, as populações de fungos caíram para somente 20–30% de seus níveis naturais. Com menos organismos decompositores regenerando os nutrientes minerais do solo, a produtividade global do ecossistema cai.

As concentrações de metais pesados acima de 1.000 ppm podem se estender de 10–20 km dos sítios das fundições de metal. Chaminés mais altas, que distribuem os rejeitos sobre áreas mais amplas de concentrações mais baixas, podem mitigar estes efeitos, mas resolver o problema em última instância exigirá uma mudança na tecnologia da produção de metais para reduzir os subprodutos tóxicos.

Compostos orgânicos

Alguns compostos orgânicos naturais, como a nicotina e as piretrinas, são usados como pesticidas da agricultura, mas a maioria dos pesticidas orgânicos são cocções muito mais mortais produzidas em laboratórios. As pragas não tinham sido expostas previamente a estes pesticidas artificiais e não tiveram oportunidade de desenvolver resistência. Estes pesticidas incluem os organomercúrios (como o metilmercúrio), hidrocarbonetos clo-

FIG. 27.13 Metais pesados tóxicos são liberados no ambiente pela mineração e fundições de metal. As altas concentrações de metais no material de rejeito desta mina de cobre a céu aberto em Bingham, Utah, impedirão a recolonização da área pelas plantas e o redesenvolvimento da vegetação natural. Fotografia de Gene Ahrens/Bruce Coleman.

rados (DDT, lindano, clordano, dieldrino), compostos organofosforados (paration, malation), inseticidas carbamáticos e herbicidas de triazina. Estes compostos fazem seu trabalho na agricultura e no manejo das pestes, mas muitos se acumulam em outras partes do ecossistema, onde afetam adversamente a produção de plantas e as populações silvestres.

Os modernos pesticidas e os sistemas de distribuição de pesticidas estão sendo projetados para um uso eficiente com efeitos mínimos sobre o ambiente. Infelizmente, este progresso é compensado por uma disseminação crescente e um uso mais intensivo de químicos de todos os tipos na agricultura. Como os insetos e outras pragas podem desenvolver resistência aos pesticidas, seus benefícios têm vida curta, e devem ser aplicados em quantidades cada vez maiores para atingir os resultados desejados (veja o Capítulo 6). Através da pesquisa ecológica, podemos avaliar a vulnerabilidade dos sistemas naturais a estes poluentes, prescrever aplicações seguras, e — talvez mais importante — encontrar alternativas adequadas para a guerra química da humanidade com as pragas da agricultura. Alguns microrganismos — alguns deles geneticamente modificados para terem propriedades bioquímicas especiais — podem ser usados para metabolizar pesticidas e outros compostos tóxicos em subprodutos inofensivos. O uso de agentes biológicos para limpar o ambiente e ajudar a restaurar os *habitats* é denominado **biorremediação**.

As plantações geneticamente modificadas para tolerar certos herbicidas permitem a "limpeza" química das terras cultivadas. Assim, aumenta-se a produtividade com menos trabalho e uso de compostos orgânicos artificiais. As plantações geneticamente modificadas são controversas, contudo, por causa de o preço da semente ser proibitivo para fazendeiros nos países pobres e por causa do risco de que os genes introduzidos nessas plantações poderiam ser transferidos para as outras plantas, criando problemas ambientais adicionais. É certo que, contudo, esta tecnologia continuará a se desenvolver, com possibilidades interessantes e riscos potenciais.

Os derramamentos de óleo são um outro tipo de poluição ambiental tóxica causada por compostos orgânicos. O petróleo cru é uma mistura complexa de hidrocarbonetos, contendo até 1% de nitrogênio e 5% de enxofre. A poluição de óleo ocorre na fonte em áreas de produção de óleo, raramente por falhas nas centenas de milhares de quilômetros de dutos no mundo, e mais frequentemente no oceano devido à exploração *offshore* e acidentes com navios petroleiros (Fig. 27.14). Estas perdas chegam

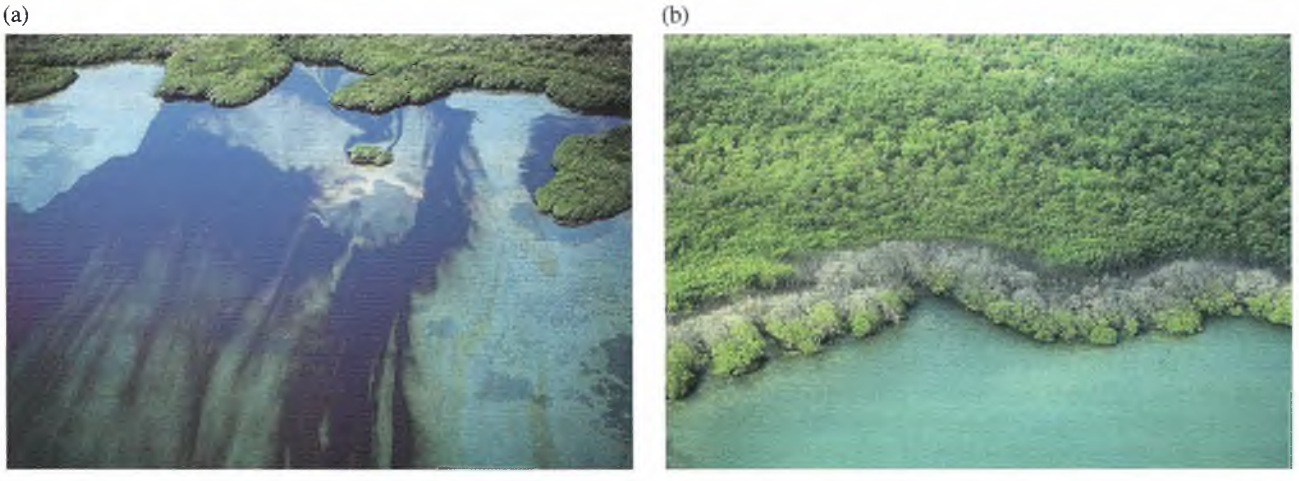


FIG. 27.14 Os derramamentos de óleo ocorrem mais frequentemente no oceano. (a) Derramamento de óleo de um petroleiro danificado se aproximando da costa caribenha do Panamá. (b) Borda de manguezais mortos pelo derramamento de óleo. Fotografia de Carl C. Hansen, cortesia do Smithsonian Tropical Research Institute.

a 3–6 milhões de toneladas de óleo anualmente, ou cerca de 0,1–0,2% da produção global de petróleo. O petróleo mata cobrindo a superfície dos organismos e, como os hidrocarbonetos são solventes orgânicos, rompem as membranas biológicas. Com o tempo, vazamentos de óleo se dispersam por evaporação das frações mais leves, a emulsão de outras frações na água, e desgaste e decomposição microbiana do resto. Mas certos tipos de ecossistemas sensíveis, como os recifes de coral, podem levar décadas para se recuperar completamente.

Substâncias radioativas

A radiação vem num amplo espectro de intensidades de energia, variando desde comprimentos de onda inofensivos do rádio e da radiação infravermelha, através da luz visível, até a radiação ultravioleta danosa de comprimentos de onda mais curtos, e aos raios cósmicos extremamente energéticos e às partículas subatômicas liberadas pela desintegração de núcleos atômicos (decaimento radioativo). As fontes naturais criam um nível de radiação de fundo inevitável. Em algumas circunstâncias, as substâncias radioativas naturais, como o gás radônio presente nos solos nas regiões com leito rochoso granítico, podem se concentrar e impor perigos à saúde pública. Tais perigos são menores, contudo, em comparação com os perigos extremos da radiação que poderiam resultar de acidentes em usinas nucleares (como o que ocorreu em Three Mile Island, Pensilvânia, em 1979, e em Chernobyl, Ucrânia, em 1986), dos produtos de rejeito da geração de energia nuclear e da guerra nuclear.

A possibilidade de uma guerra nuclear global está diminuindo à medida que as superpotências desmontam seus arsenais nucleares e as nações voltam sua atenção para os problemas econômicos, sociais e ambientais. Porém, a ameaça de ataques terroristas nucleares locais persiste, e os rejeitos radioativos produzidos por usos pacíficos do átomo impõem problemas de disposição assustadores.[1] Dependendo do produto de rejeito, a radiação decairá para níveis inofensivos somente em milhares ou mesmo milhões de anos — muito além da duração de vida dos recipientes de rejeitos, para não mencionar a das instituições que são responsáveis por eles.[2] O problema da disposição dos rejeitos pode em última instância limitar o uso da energia nuclear.

A poluição atmosférica ameaça o ambiente numa escala global

Por causa da circulação da atmosfera e dos oceanos, certos tipos de poluição têm consequências globais: seus efeitos se estendem muito além das fontes de poluição elas próprias. De longe a mais preocupante destas consequências é a destruição das camadas de ozônio na atmosfera superior e o aumento das concentrações atmosféricas de dióxido de carbono e outros gases de estufa, que são os grandes contribuintes para o atual aumento global na temperatura ambiente.

[1]N.T.: Notar que não há em todo o mundo registro de um único incidente de dano ambiental causado por repositórios de rejeitos nucleares, embora haja de muitos incidentes causados por repositórios químicos, como o de Love Canal nos EUA.

[2]N.T.: Esta conclusão se baseia na premissa de que a tecnologia de reciclagem não resolverá o problema até o próximo século, o que é altamente questionável.

A camada de ozônio e a camada ultravioleta

O ozônio (O_3) é uma forma molecular de oxigênio altamente oxidante e reativa, capaz de oxidar quimicamente moléculas orgânicas e destruir seu funcionamento adequado. Assim, o ozônio é tóxico para os organismos vivos mesmo em pequenas quantidades. Próximo à superfície da Terra, o ozônio é produzido pela oxidação do oxigênio molecular (O_2) na presença de óxido nitroso (N_2O) e luz do Sol. Como o N_2O é o produto da combustão da gasolina, o ozônio pode atingir altos níveis nas descargas de exaustão dos automóveis que poluem a cidade, particularmente onde há forte insolação. Los Angeles, por exemplo, ficou bem conhecida pelo seu *smog* antes que medidas de controle da poluição entrassem em efeito. As concentrações de ozônio na atmosfera no nível do solo às vezes atingiam 0,5 ppm, o que é talvez 20–50 vezes o nível normal, e é danoso para a saúde humana, para as plantações e para a vegetação natural.

O ozônio também é produzido na estratosfera, numa altitude de cerca de 25 km, mas lá ele tem um efeito benéfico de blindar a superfície da Terra da radiação ultravioleta (UV) ao absorver a radiação solar de comprimento de onda curta (especialmente no intervalo de 200–300 nm). Infelizmente, certas substâncias, entre elas os átomos de cloro, causam a quebra do ozônio. Os níveis de cloro na atmosfera superior aumentaram durante muitas décadas por causa da liberação na atmosfera de clorofluorocarbonos (CFCs), que eram usados como propelentes em latas de aerossol e em condicionadores de ar e sistemas de refrigeração. Diminuições nas concentrações de ozônio estratosférico de 50% ou mais — os assim chamados **buracos de ozônio** — têm sido observadas em altas latitudes em ambos os hemisférios (Fig. 27.15). Em setembro de 2000, um instrumento da NASA determinou que o buraco de ozônio da Antártida, de cerca de 28,3 milhões de quilômetros quadrados, era três vezes maior do que a área dos Estados Unidos — a maior área de registro para esse buraco até aquela data; tal registro foi atingido novamente em 2004 e 2006.

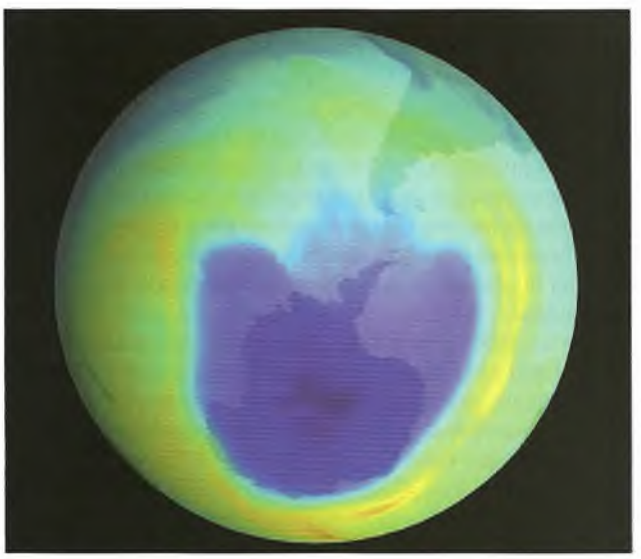


FIG. 27.15 Os buracos de ozônio são áreas onde a concentração de ozônio estratosférico cai abaixo de 50%. Esta imagem de satélite artificialmente colorida, tirada em 3 de outubro de 1999, mostra o desenvolvimento de um grande buraco de ozônio sobre a Antártida. Cortesia da NASA.

Há um aumento de cerca de 2% na radiação ultravioleta na superfície da Terra para cada 1% de decréscimo nas concentrações de ozônio na estratosfera. O resultado esperado da elevação dos níveis de UV é um aumento na incidência de câncer de pele, porque a radiação ultravioleta entre 280 e 320 nm de comprimento de onda (a chamada UV-B) causa dano às moléculas de DNA, que podem transformar células e produzir células cancerosas. A maior preocupação é o fato de que a radiação UV danifica os dispositivos fotossintéticos das plantas e pode causar reduções na produção primária — a base da cadeia alimentar do ecossistema inteiro. Tais reduções já foram observadas nos oceanos que circundam a Antártida. A ameaça é tão grande que a comunidade internacional, através da Convenção de Viena para Proteção da Camada de Ozônio (1985) e do Protocolo de Montreal (1987), concordou em banir o uso de todos os CFCs até o fim do século 20. As moléculas de CFC podem permanecer, contudo, na atmosfera superior por décadas, e assim as concentrações de ozônio não começaram ainda a se recuperar. Mesmo que seja cedo para ver o resultado, podemos antecipar que terminar com a produção e o uso de CFCs e outros gases com cloro reverterá o dano que já foi feito e possibilitará que o ozônio atmosférico volte gradualmente ao seu nível de equilíbrio natural, talvez dentro de um século.

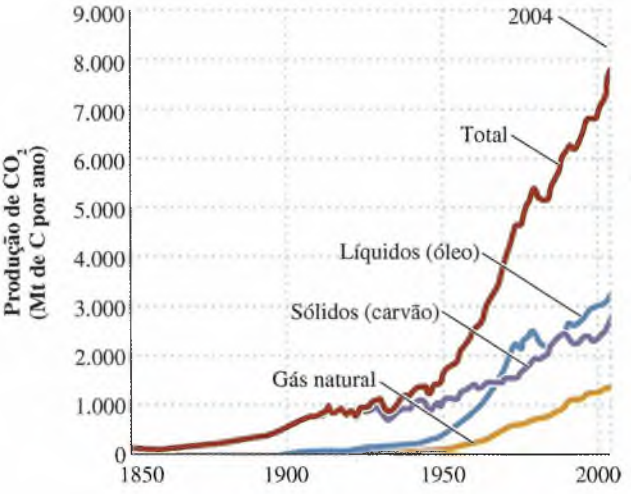


FIG. 27.16 A produção antropogênica de CO_2 pela queima de combustíveis fósseis aumentou dramaticamente no último século. Dados de G. Marland, B. Andres e T. Boden, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, Tennessee.

O dióxido de carbono e o efeito estufa

O dióxido de carbono (CO_2) ocorre naturalmente na atmosfera. Sem ele, a Terra seria um lugar muito frio, porque a maior parte da luz do Sol absorvida pela superfície da Terra seria reirradiada para as profundezas frias do espaço. Como está agora, o CO_2 forma um cobertor de isolamento sobre a Terra que deixa as ondas de curto comprimento da luz ultravioleta e da luz visível do Sol passarem, mas retarda a perda de calor como radiação infravermelha de ondas longas (veja a seção da Mudança Global do Capítulo 3). O vidro numa casa de estufa trabalha com o mesmo princípio, e assim o fenômeno ficou conhecido como **efeito estufa**.

Em tempos longínquos do passado, a concentração de CO_2 na atmosfera já foi muito maior do que é agora (veja a Fig. 23.9), e a temperatura média da Terra era correspondentemente muito alta. À medida que o CO_2 atmosférico declinou durante os últimos 50–100 milhões de anos, a Terra passou por um gradual esfriamento, culminando com a Era do Gelo no último milhão de anos. O problema que estamos enfrentando hoje, à medida que as concentrações de CO_2 atmosférico aumentam, não é que a Terra não tenha sido tão quente, mas que o clima está mudando tão rápido que os sistemas ecológicos não conseguirão acompanhar as mudanças e sofrerão perdas na biodiversidade e na produtividade.

Antes de 1850, a concentração de CO_2 na atmosfera era da ordem da 280 ppm (equivalente a 0,028%). Durante os últimos 150 anos, que testemunharam um tremendo aumento na queima de madeira, carvão, óleo e gás natural para produção de energia, ela aumentou para mais de 380 ppm (Fig. 27.16). Metade desse aumento ocorreu durante os últimos 30 anos, e a taxa de aumento parece continuar crescendo. A concentração de CO_2 na atmosfera representa um equilíbrio entre os processos que o adicionam e aqueles que o removem. Antes da revolução industrial, a adição de CO_2 à atmosfera pela respiração dos organismos terrestres (cerca de 120 bilhões de toneladas métricas de carbono por ano) era equilibrada pela produção primária bruta da vegetação terrestre, e a quantidade total era mantida em equilíbrio. Atualmente, o desmatamento é responsável pela adição de cerca de 2 bilhões de toneladas de carbono na atmosfera anualmente; a queima de combustíveis fósseis adiciona outros 5 bilhões de toneladas. Assim, as atividades humanas vêm aumentando a entrada de carbono na atmosfera em cerca de 6% — talvez mais, talvez menos, dependendo de que números você usa.

A atmosfera troca CO_2 com os oceanos, enquanto o excesso de carbono é precipitado como carbonato de cálcio nos sedimentos (veja o Capítulo 23). Estima-se que, no presente, a absorção de carbono pelos oceanos seja cerca de 2,4 bilhões de toneladas a mais, anualmente, do que a liberação desse gás na atmosfera. A despeito do fato de que os oceanos são um sumidouro líquido de carbono, sua capacidade em absorver o carbono adicional da atmosfera é menos da metade da entrada antropogênica, e parte daquela capacidade pode já estar sendo usada para contrabalançar o excesso de produção de CO_2 pelos sistemas terrestres. Seja qual for a aritmética feita, ela mostra que as concentrações de CO_2 na atmosfera estão crescendo rapidamente.

Quanto a temperatura da superfície da Terra subirá em consequência do aumento das concentrações do CO_2 atmosférico é incerto. Mais ainda, o CO_2 não é o único gás de estufa que causa preocupação, e os gases de estufa não são os únicos fatores influenciando o balanço de calor da atmosfera. Outros gases, como o metano, os óxidos de nitrogênio e os hidrocarbonetos clorados, produzidos como rejeitos industriais e da agricultura, somam-se ao efeito estufa (Fig. 27.17). O aumento do ozônio na atmosfera inferior também contribui. Um tanto quanto equilibrando estes fatores está o aumento no albedo da Terra, resultante de mudanças no uso da terra e da reflexão da luz do Sol pelos **aerossóis** — partículas finas de sólido ou líquido — na atmosfera superior. Contudo, o atual aumento na entrada de calor na atmosfera devido às causas antropogênicas é cerca de 1,5 watt por metro quadrado da superfície da Terra.

As temperaturas mais quentes causadas pelos gases de estufa terão efeitos diversos sobre a produtividade dos ecossistemas. Do lado positivo, temperaturas maiores estenderão a estação de crescimento e acelerarão o metabolismo, e dessa forma tenderão a intensificar a produção nos ambientes úmidos. Como as plantas exigem CO_2 para a fotossíntese, a produtivi-

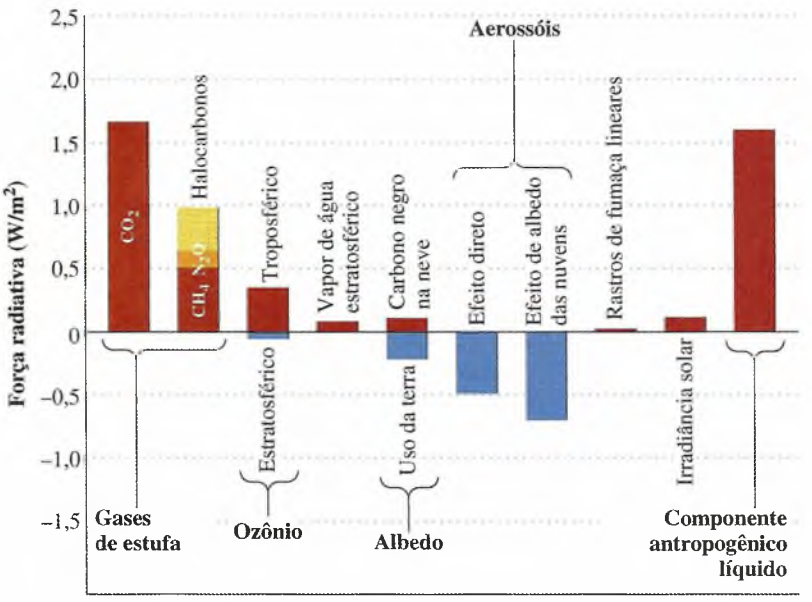


FIG. 27.17 Os gases de estufa e outras entradas antropogênicas somam-se ao balanço de calor da atmosfera. A *força radiativa* é mudada no balanço de calor da atmosfera devido à absorção ou reflexão de luz. As fontes adicionais antropogênicas de força radiativa além dos gases de estufa principais — dióxido de carbono (CO_2) e metano (CH_4) — incluem um aumento do ozônio na baixa atmosfera (troposfera). As partículas de carbono depositadas na neve absorvem energia da luz (reduzem o albedo), enquanto o desmatamento de terras geralmente aumenta o albedo. Os aerossóis adicionados à atmosfera superior (estratosfera) refletem a radiação solar de fora e têm um efeito final de resfriamento. Segundo uma figura produzida por Leland McInnes, baseada em dados do Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima (IPCC), Working Group I: The Physical Science Basis of Climate Change, Fourth Assessment Report (2007).

dade em ambientes úmidos provavelmente aumentará com o aumento das concentrações desse gás na atmosfera. Contrabalançando este benefício, aparece a probabilidade de um aumento de estresse de seca nos ambientes áridos, que pode reduzir a produção agrícola e acelerar a conversão de terras de pasto sobreusadas e plantações em desertos. Ainda dentro das áreas úmidas tropicais, as secas periódicas causadas por eventos *El Niño* podem levar as florestas a recuar e a contribuir com carbono adicional para a atmosfera. Outros problemas potenciais incluem a inundação dos assentamentos humanos costeiros pela elevação do nível do mar alimentada pelo derretimento das calotas polares.

A ecologia humana é o último desafio

A população humana continua a aumentar em todo o mundo a uma taxa de quase 2% ao ano. As taxas mais altas de aumento populacional ocorrem em alguns dos países mais pobres. Mesmo se o crescimento populacional parasse hoje, problemas assustadores permaneceriam. A atual população humana está consumindo recursos mais rápido do que novos recursos são regenerados pela biosfera, ao mesmo tempo despejando tantos rejeitos que a qualidade do ambiente na maioria das regiões da Terra está se deteriorando aceleradamente. Se queremos deixar um mundo habitável para as futuras gerações, nossa prioridade máxima deve ser atingir uma relação sustentável com o resto da biosfera. Isso exigirá pôr um fim no crescimento populacional, desenvolver fontes de energia sustentáveis, prover a regeneração de nutrientes e outros materiais e restaurar *habitats* degradados.

Serviços do ecossistema

Embora a maioria de nós viva num mundo dominado pela tecnologia, nosso bem-estar depende em última instância dos serviços dos ecossistemas proporcionados pela natureza. Os **serviços ecossistêmicos** são definidos como os benefícios proporcionados pelos ecossistemas que sustentam a vida humana. Exemplos de serviços ecossistêmicos chaves são o provisionamento de água limpa e doce, produção de alimento, polinização de plantações, controle de inundação, assimilação do CO_2 atmosférico e recreação fora de casa. Alguns destes serviços ecossistêmicos são diretos e dependem de determinadas espécies de animais e plantas para nos proporcionar alimento, madeira, remédios e outras comodidades. Outros são indiretos, e dependem da manutenção de ecossistemas naturais intactos, mas talvez não de determinadas espécies. Entre estes serviços estão o provisionamento de água doce por bacias de florestas e a regeneração de nutrientes no solo pelos detritívoros e micro-organismos do solo. No tanto que temos degradado os ambientes naturais, devemos compensar os ecossistemas pelos serviços que nos proporcionam de outras formas, ou sofrer sua perda.

ECÓLOGOS EM CAMPO

Avaliando a capacidade de suporte da Terra para a espécie humana. Os pesquisadores têm tentado por muitos anos compreender quantas pessoas a Terra pode sustentar. As estimativas da população sustentável variam entre cerca de 0,6 bilhão — menos de um décimo da população atual — até várias dezenas de bilhões. Estas estimativas dependem de certas premissas críticas sobre os limites do tamanho da população humana e do padrão de vida de cada indivíduo. O que se quer dizer por padrão de vida inclui não somente bens materiais, como moradia, televisões, viagens recreacionais e outras medidas de qualidade de vida, mas também o custo de produzir e distribuir a necessidade humana mais básica: alimento. Nos Estados Unidos, por exemplo, cada quilojoule de energia de alimento que consumimos representa 10 quilojoules de energia de combustível fóssil que foram usados como fertilizante, nas máquinas das fazendas, empacotamento e transporte necessário para colocar aquela comida na nossa mesa. A maior parte das estimativas da capacidade de suporte da Terra para a humanidade exclui as contribuições dos combustíveis fósseis, que são fontes não renováveis com altos custos ambientais. Assim, para ser sustentável, as necessidades de energia humana devem ser satisfeitas por fontes renováveis, como o vento, o Sol, a geração de energia hidroelétrica e a produção de álcool por plantações.

Mathis Wackernagel, um membro da Força de Trabalho do Planning Healthy and Sustainable Communities na Universidade da Colúmbia Britânica, desenvolveu o conceito de **pegada ecológica** baseado no etanol como uma fonte de energia sustentável para nosso alimento e necessidade de energia. A pegada ecológica é a quantidade de terra destinada para a produção de etanol exigida para sustentar um único indivíduo humano em seu padrão material de vida. Fazendo uma hipótese generosa sobre quanto etanol pode ser produzido de um hectare de plantação fértil, Wackernagel estimou que cada cidadão da Holanda, por exemplo, exigiria 5,3 ha de terra fértil para suprir suas necessidades. A área da Holanda contém menos de 2 ha de plantação para cada um de seus 16 milhões de habitantes. Claramente, para sustentar seu atual padrão de vida, que é um dos mais altos do mundo, a Holanda teria que importar quantidades imensas de energia, como o faz na forma de combustíveis fósseis, ou dramaticamente aumentar seu uso de energias renováveis. Os Estados Unidos têm a maior pegada ecológica do mundo, com 10,3 ha por indivíduo. Assim, mesmo que haja 6,7 ha de terra cultivada produtiva disponível por pessoa, a população no seu nível atual não é sustentável pelas fontes renováveis domésticas.

Globalmente, há somente cerca de 1,7 ha de terra de produtividade média de agricultura disponível para cada um dos quase 7 bilhões de habitantes atuais da Terra. Isso claramente não é suficiente para sustentar a atual população num alto padrão de vida, de acordo com as hipóteses de Wackernagel. O que acontecerá quando a população humana aumentar para 10 bilhões, onde chegará em meados deste século? O padrão de vida médio vai cair à medida que as fontes de combustíveis fósseis se esgotem, ou novas tecnologias emergirão para manter o passo com uma população crescente? O ecólogo David Pimentel, da Universidade de Cornell, estimou que a Terra pode sustentar 2 bilhões de pessoas no padrão de vida atual gozado nos Estados Unidos. O ecólogo Paul Ehrlich, da Universidade de Stanford, coloca um número bem mais baixo. De acordo com muitos ecólogos, populações maiores, incluindo os atuais 6 bilhões, podem ser sustentadas somente num nível de padrão de vida mais baixo.

Em muitos aspectos, a espécie humana quebrou as fronteiras dos mecanismos normais ecológicos de restrição e regeneração. Nossa capacidade de usar fontes não renováveis de energia na forma de carvão, óleo e depósitos de gás natural temporariamente eliminou os limites ecológicos no crescimento da população. A maioria da população humana não é mais sustentada pela terra que ocupa. Nossas capacidades ecológicas e econômicas para ultrapassar novas terras e recursos têm empurrado as retroalimentações populacionais dependentes da densidade para o futuro — mas elas, contudo, não deixaram de existir.

Nosso curso presente leva a uma direção previsível. Não é uma direção convidativa: aumento de falta de energia, de materiais e de alimento; muitas pessoas vivendo na pobreza e doença; um ambiente fortemente poluído; um conflito social e político crescente. Estes mecanismos dependentes da densidade do controle populacional inevitavelmente entrarão no jogo, assim como eles o fazem para todas as espécies.

O futuro não precisa ser assim (Fig. 27.18). Como escapamos das restrições naturais, devemos aplicar autocontroles. Onde produzimos rejeitos que não podem ser regenerados pelos sistemas ecológicos, devemos encontrar formas de reciclá-los nós mesmos. O consumo de energia deve ser reduzido, e a produção deve ser baseada crescentemente em fontes de energia renováveis. Atingir estas metas exigirá um consenso entre as instituições sociais, econômicas e políticas. A esperança por tal consenso jaz em conscientizar as pessoas da deterioração global da qualidade da vida humana e educá-las nos princípios ecológicos básicos que devem formar a função de um sistema autossustentável.

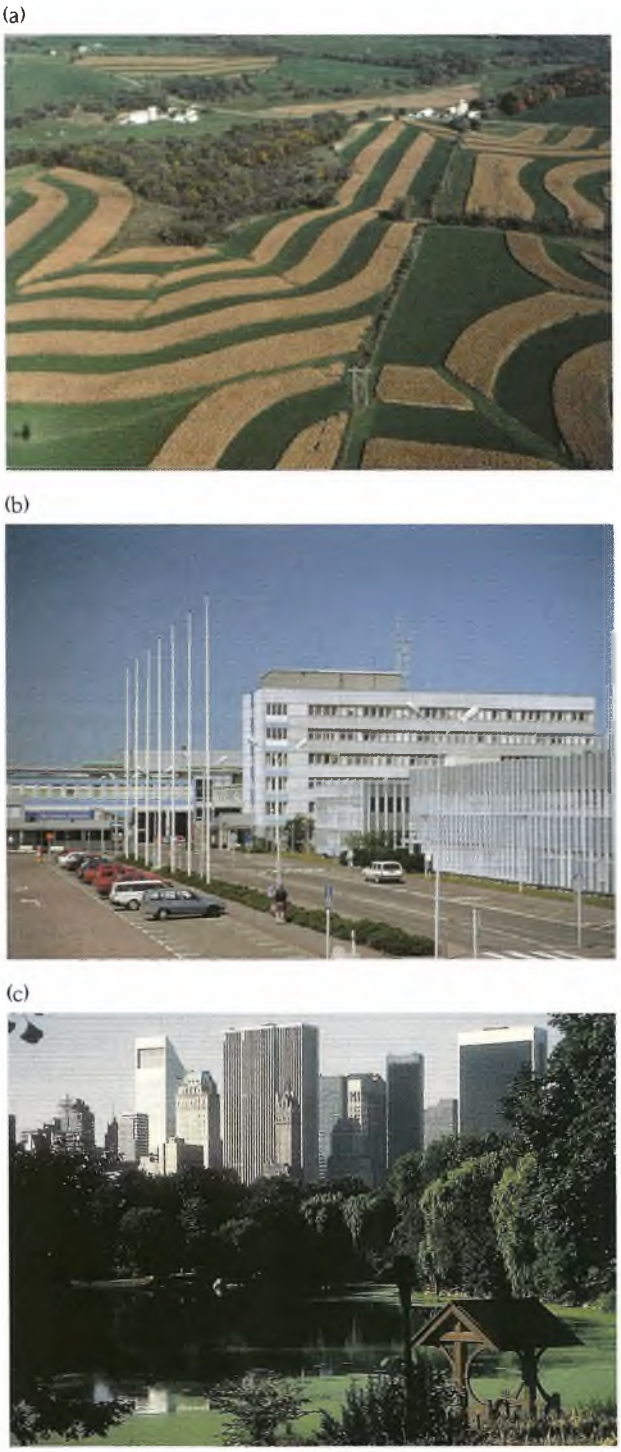


FIG. 27.18 Os esforços de conservação podem nos ajudar a assumir nosso próprio lugar na economia da natureza. (a) Fazenda produtiva e bem mantida. (b) Um parque industrial bem planejado. (c) Uma paisagem urbana atraente com bastante natureza infiltrada nela. Foto (a) por Ron Nichols, cortesia do U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service; foto (b) de Macduff Everton/CORBIS; foto (c) de Sotographs/The Stock Market.

Acima de tudo, a humanidade tem a escolha de adotar uma nova atitude em suas relações com a natureza. Somos uma parte da natureza, não à parte da natureza. Até onde nossa inteligência, cultura e tecnologia têm nos dado o poder de dominar a natureza, devemos também usar esta capacidade para impor uma autorregulação e autorrestrição. Este é nosso maior desafio. Nós fomos espetacularmente bem-sucedidos como uma espécie tecnológica. Nossa sobrevivência agora depende de nos tornarmos uma espécie ecológica e assumir nosso próprio papel na economia da natureza.

RESUMO

1. Manter uma biosfera sustentável significa que devemos conservar os processos ecológicos responsáveis pela sua produtividade.

2. As principais ameaças locais aos processos ecológicos pairam sobre a exploração dos recursos; a introdução de espécies; a conversão de *habitat*, particularmente o desmatamento; e a poluição dos suprimentos de água.

3. A sobre-exploração de recursos é mais intensa onde a população humana não pode facilmente ser sustentada. Em muitos lugares, particularmente nos trópicos, a terra tem sido subtraída de sua fertilidade natural.

4. As espécies introduzidas podem deslocar as espécies nativas, introduzir novos patógenos nos humanos, nas plantações, nas criações, mudar o caráter de um ecossistema para um outro estado, ou mesmo causar o colapso de um ecossistema.

5. A conversão de ecossistemas naturais em sistemas manejados pode perturbar os processos ecológicos naturais. A conversão para agricultura pode causar perdas de fertilidade do solo e erosão do solo.

6. A água tem se tornado escassa em muitas partes do mundo. O maior uso da água pelos humanos é para irrigação, seguido dos processos industriais e produção de energia. Nas regiões secas, a irrigação pode levar à deposição de sal nos solos. A poluição por efluentes industriais e rejeitos orgânicos são também sérios problemas.

7. Diversas atividades humanas liberam substâncias tóxicas, muitas das quais se acumulam no ambiente e podem afetar adversamente o funcionamento dos ecossistemas naturais. Entre os problemas mais sérios estão a drenagem ácida de minas e a chuva ácida; os metais pesados; os compostos orgânicos, particularmente aqueles usados em pesticidas; e as substâncias radioativas. Um aumento no CO_2 atmosférico começa a acidificar as águas superficiais dos oceanos e pode romper a calcificação dos corais e outros organismos formadores de conchas.

8. Numa escala global, vários poluentes atmosféricos, especialmente os clorofluorocarbonos, reduziram as concentrações de ozônio na atmosfera superior, possibilitando que mais radiação ultravioleta danosa atinja a superfície da Terra.

9. Concentrações crescentes de CO_2 na atmosfera, produzidas principalmente pela queima de combustíveis fósseis, ameaçam causar um rápido aumento nas temperaturas médias globais, com consequências potencialmente adversas para os ecossistemas naturais e para a agricultura. Além disso, os níveis do mar se elevarão à medida que as calotas polares se derreterem.

10. A chave para a sobrevivência da população humana é desenvolver interações sustentadas com a biosfera. Isto exigirá um controle do crescimento da população humana, um aumento do uso de fontes de energia renováveis e a reciclagem de rejeitos.

11. Uma grande meta deve ser a manutenção dos serviços ecossistêmicos naturais que nos suprem com alimentos, fertilidade de solo, garantia adequada de suprimento de água doce, polinização das culturas, controle de inundação, assimilação de CO_2 da atmosfera, e nos proporcionam espaço para a recreação ao ar livre.

12. Uma forma de quantificar a capacidade da Terra em sustentar as populações humanas é calcular a pegada ecológica, a quantidade de terra exigida para prover recursos a um único indivíduo, assumindo que a energia é obtida de fontes renováveis. A população dos Estados Unidos demandaria em média 10,3 ha por indivíduo para sustentar seu atual padrão de vida. De fato, contudo, a Terra tem somente 1,7 ha de terra cultivada para sustentar cada indivíduo na população atual.

13. Nossa crise ambiental é real e não desaparecerá. No entanto, podemos fazer mudanças, começando com o controle do tamanho da população, a redução do consumo de energia e materiais, a troca para fontes de energia renováveis e aprendendo a apreciar e preservar o valor sustentado dos ecossistemas naturais.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. O que seu conhecimento de ecologia sugere que acontecerá com as populações humanas se elas excederem sua capacidade de suporte?

2. Sob que condições a introdução de espécies não afeta o funcionamento do ecossistema?

3. Quais são os grandes custos de usar água para irrigação?

4. Como muitas toxinas ocorrem naturalmente nos ecossistemas, por que estamos preocupados com os efeitos atuais de toxinas sobre os ecossistemas?

5. Como pode a biorremediação ser útil para preservar as funções ecossistêmicas?

6. O que se pensa que é a causa subjacente do afinamento da camada de ozônio na atmosfera superior?

7. Como a produção e a assimilação de CO_2 foram alteradas durante os últimos 200 anos?

8. Quais são alguns dos custos e benefícios esperados do aquecimento global?

9. Como o conceito da pegada ecológica realça o impacto dos humanos no ambiente?

LEITURAS SUGERIDAS

Arrow, K., et al. 1995. Economic growth, carrying capacity, and the environment. *Science* 268:520–521.

Bongaarts, J. 1994. Can the growing human population feed itself? *Scientific American* 270:36–42.

Clark, D. A. 2004a. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 359:477–491.

Clark, D. A. 2004b. Tropical forests and global warming: Slowing it down or speeding it up? *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:73–80.

Daily, G. C., and P. R. Ehrlich. 1992. Population, sustainability, and Earth's carrying capacity. *BioScience* 42:761–771.

Díaz, S., et al. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4:e277.

Dietz, T., E. A. Rosa, and R. York. 2007. Driving the human ecological footprint. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:13–18.

Foley, J. A., et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570–574.

Foley, J. A., et al. 2007. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:25–32.

Gattuso, J.-P., D. Allemand, and M. Frankignoulle. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in corals reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry. *American Zoologist* 39:160–183.

Halpern, B. S., et al. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948–952.

Hitz, S., and J. Smith. 2004. Estimating global impacts from climate change. *Global Environmental Change: Human and Policy Dimensions* 14:201–218.

Holdren, J. P. 2008. Science and technology for sustainable well-being. *Science* 319:424–434.

Houghton, R. A., et al. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403:301–304.

Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547–1551.

Hunt, T. L. 2006. Rethinking the fall of Easter Island. *American Scientist* 94:412–419.

News Feature on Climate Change. 2007. *Nature* 446:706–707, 716–721.

Orr, J. C., et al. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437:681–686.

Page, S. E., et al. 2002. The amount of carbon released from peat and forest fires in Indonesia during 1997. *Nature* 420:61–65.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.

Rasmussen, P. E., et al. 1998. Long-term agroecosystem experiments: Assessing agricultural sustainability and global change. *Science* 282:893–896.

Rees, W. E. 1992. Ecological footprints and appropriated carrying capacity: What urban economics leaves out. *Environment and Urbanisation* 4:121–130.

Reynolds, J. F., et al. 2007. Global desertification: Building a science for dryland development. *Science* 316:847–851.

Rousseaux, M. C., et al. 1999. Ozone depletion and UVB radiation: Impact on plant DNA damage in southern South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96:15310–15315.

Schmer, M. R., et al. 2008. Net energy of cellulosic ethanol from switchgrass. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105:464–469.

Special Section on Sustainability and Energy. 2007. *Science* 315:781–813.

Stoddard, J. L., et al. 1999. Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature* 401:575–578.

Vitousek, P. M., et al. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36:368–373.

Wackernagel, M., et al. 2002. Tracking the ecological overshoot of the human economy. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:9266–9271.

Walther, G.-R., et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.

Weatherhead, E. C., and S. B. Andersen. 2006. The search for signs of recovery of the ozone layer. *Nature* 441:39–45.

Worm, B., et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787–790.

Year of Planet Earth. 2008. Feature on global climate change. *Nature* 451:279–300.

GLOSSÁRIO

Abordagem de biosfera. Abordagem da ecologia que se ocupa dos fenômenos numa escala global.

Abordagem de comunidade. Abordagem da ecologia que se focaliza na compreensão da diversidade e das abundâncias relativas dos diferentes tipos de organismos que vivem num mesmo lugar.

Abordagem de ecossistema. Abordagem da ecologia que se focaliza nas atividades dos organismos, assim como nas transformações físicas e químicas de energia e matéria no solo, na atmosfera e na água.

Abordagem de organismo. Abordagem da ecologia que enfatiza a maneira pela qual uma determinada forma, fisiologia e comportamento de um determinado organismo o ajudam a sobreviver no seu ambiente.

Abordagem de tempo contínuo. Abordagem à modelagem populacional que assume que o tempo flui continuamente e que a mudança pode ocorrer a qualquer instante. *Compare com* Abordagem de tempo discreto.

Abordagem de tempo discreto. Abordagem à modelagem de população que usa intervalos de tempo discretos, geralmente correspondendo aos intervalos entre períodos reprodutivos. *Compare com* Abordagem de tempo contínuo.

Abordagem populacional. Abordagem à ecologia que se preocupa com a dinâmica populacional.

Abrangência geográfica. Distribuição de uma população no espaço.

Abundância relativa. Representação proporcional de uma espécie numa amostra ou comunidade.

Acasalamento seletivo. Acasalamento preferencial entre indivíduos com aparência ou genótipos semelhantes (acasalamento seletivo positivo) ou aparência e genótipos dessemelhantes (acasalamento seletivo negativo).

Acasalamento seletivo negativo. Acasalamento preferencial entre indivíduos com fenótipos ou genótipos dessemelhantes. *Compare com* Acasalamento seletivo positivo.

Acasalamento seletivo positivo. Acasalamento preferencial entre indivíduos com genótipos ou fenótipos semelhantes. *Compare com* Acasalamento seletivo negativo.

Acidez. Concentração de íons de hidrogênio numa solução.

Ácido desoxirribonucleico (DNA). Macromolécula cuja sequência de subunidades nucleotídicas codifica informação genética.

Aclimatação. Mudança reversível na morfologia ou fisiologia de um organismo em resposta a uma mudança ambiental. *Também chamada de* Aclimação ou Aclimatização.

Adaptação. (1) Característica geneticamente determinada que amplia a capacidade de um indivíduo em lidar com as condições de seu ambiente. (2) Processos evolutivos pelos quais os organismos se tornam mais bem adaptados aos seus ambientes.

Aerossóis. Partículas finas de sólidos ou líquidos na atmosfera.

Ajustamento. Contribuição genética dos descendentes de um indivíduo para as gerações futuras de uma população.

Ajustamento inclusivo. Ajustamento de um indivíduo somado aos ajustamentos de seus parentes, ponderados pelo coeficiente de sua relação.

Alagado. Área de terra consistindo em solo saturado de água e que sustenta vegetação especificamente adaptada a tais condições.

Albedo. Proporção de luz que atinge uma superfície e é refletida por ela.

Alelo. Uma das várias formas alternativas de um gene.

Alelopatia. Competição de interferência entre plantas por meio de compostos secundários tóxicos.

Alocação. Divisão de energia, tempo ou materiais limitados entre funções ou requisitos concorrentes.

Alóctone. Originário de fora de um sistema; particularmente quando se refere a nutrientes e matéria orgânica transportados para águas correntes e ecossistemas lacustres. *Compare com* Autóctone.

Alopátrico. Que ocorre em lugares diferentes; particularmente quando se refere a populações geograficamente separadas. *Compare com* Simpátrico.

Altruísmo. Comportamento social que beneficia o receptor à custa do doador.

Ambiente. Arredores de um organismo, incluindo os outros organismos com os quais interage.

Amonificação. Transformação química do nitrogênio orgânico em amônia por decomposição metabólica de proteínas e aminoácidos.

Anaeróbico. Sem oxigênio.

Análise de gradiente. Plotagem e interpretação das abundâncias das espécies ao longo de um gradiente ambiental.

Análise de viabilidade populacional (PVA). Método de usar modelos de simulação que incorporam informação demográfica e ambiental para prever a probabilidade de que uma população evitará a extinção num dado período.

Anóxico. Carente de oxigênio; anaeróbico.

Aposematismo. *Veja* Coloração de advertência.

Arena. Reunião de machos numa arena tradicional para executar apresentações de corte.

Assimilativa. Diz-se da transformação bioquímica que resulta na redução de um elemento para uma forma orgânica, e assim seu ganho pelo compartimento orgânico do ecossistema. *Compare com* Desassimilativa.

Autocruzamento. Autofertilização; uma forma de reprodução sexual na qual um indivíduo hermafrodita forma ambos os gametas masculino e feminino e fertiliza a si mesmo. *Compare com* Exocruzamento.

Autóctone. Originário de dentro de um sistema, particularmente referindo-se a matéria orgânica produzida e nutrientes reciclados em águas correntes ou lagos. *Compare com* Alóctone.

Autótrofo. Organismo que assimila energia, seja da luz do Sol, seja de compostos inorgânicos. *Compare com* Heterótrofo.

Bacia. Área de drenagem de águas correntes.

Banco de sementes. Sementes dormentes no solo que podem germinar quando as condições forem favoráveis.

Biodiversidade. Variação entre organismos e sistemas ecológicos em todos os níveis, incluindo a variação genética, morfológica e funcional, a unicidade taxonômica e o endemismo, assim como também a variação na estrutura e função do ecossistema.

Bioma. Uma das várias categorias nas quais as comunidades e os ecossistemas podem ser agrupados com base no clima e nas formas vegetais dominantes.

Biorremediação. Restauração de *habitats* naturais ou processos ecológicos pelo uso de agentes biológicos.

Biosfera. Todos os ecossistemas da Terra.

***Bloom* de outono.** Rápido crescimento das algas nos lagos temperados após a troca de outono.

Buraco de ozônio. Região da atmosfera de severa depleção de ozônio, normalmente em altas latitudes.

Calor. Quantidade de energia transferida entre dois sistemas devido a uma diferença em suas temperaturas.

CAM. *Veja* Metabolismo do ácido crassulaceano.

Camada limite. Uma camada de água ou ar parada ou de movimento bastante lento próximo à superfície de um objeto.

Caminho aleatório. Padrão de mudança no tamanho de uma população que está sujeita a processos estocásticos.

Caos. Padrão de oscilação complexo e imprevisível, como nos tamanhos das populações com altas taxas intrínsecas de crescimento. *Compare com* Oscilação amortecida *e* Ciclo limite.

Capacidade de campo. Quantidade de água que o solo consegue reter contra a força da gravidade num potencial mátrico de −0,01 MPa.

Capacidade de suporte (*K*). Número de indivíduos numa população que os recursos de um *habitat* podem sustentar.

Capacidade de troca catiônica. Capacidade de um solo em reter íons positivamente carregados (cátions), o que proporciona um índice para a fertilidade do solo.

Características sexuais secundárias. Atributos outros, que não os órgãos sexuais propriamente ditos, que distinguem machos e fêmeas.

Carboxilase-oxidase RuBP. *Veja* Rubisco.

Cascata trófica. Interação indireta na qual uma interação consumidor–recurso influencia outros níveis tróficos de uma comunidade.

Casta. Indivíduos de um grupo social que compartilham uma forma ou comportamento especializado.

Catástrofe. Evento imprevisível que tem um efeito fortemente negativo no tamanho de uma população.

Célula de Hadley. Padrão de circulação de ar que sobe e desce nos trópicos.

Chuva ácida. Precipitação com alta acidez (pH < 4) causada pela dissolução de certos gases (dióxido de enxofre e óxido nitroso) liberados na atmosfera, produzidos pela queima de combustíveis fósseis.

Ciclo limite. Padrão estável de oscilação que alterna entre valores altos e baixos, como tamanhos de população com altas taxas intrínsecas de crescimento. *Compare com* Oscilação amortecida *e* Caos.

Ciclo periódico. Padrão de flutuação com intervalos regulares entre os valores altos e baixos.

Cinturões subtropicais de alta pressão. Regiões de alta pressão atmosférica e ar seco, centradas aproximadamente a 30 graus norte e sul do equador, onde o ar das células de Hadley afunda.

Circulação contracorrente. Movimento de fluidos em direções opostas de cada lado de uma barreira separadora, através da qual calor ou substâncias dissolvidas podem passar.

Circulação de Hadley. Padrão de circulação de ar vertical e latitudinal na atmosfera, determinado pelo efeito de aquecimento do Sol.

Circulação termoalina. Padrão global de correntes profundas e superficiais movidas por diferenças na densidade da água causadas por variações na temperatura e salinidade.

Clima mediterrâneo. Padrão de clima encontrado nas latitudes médias do lado ocidental dos continentes, caracterizado por invernos úmidos e frios e verões secos e quentes.

Clímax cíclico. Sequência de repetição autoperpetuadora de estágios produzidos por sucessões contínuas, nenhuma das quais por si só estável, mas que no seu conjunto constituem um padrão persistente.

Clímax transiente. Comunidade climáxica que se desenvolve num *habitat* temporário, tal como um pequeno lago temporário.

Clone. Grupo de indivíduos assexuados, todos descendentes de um mesmo parente e portando o mesmo genótipo.

Codominante. Referência aos alelos que, quando heterozigóticos, produzem um fenótipo intermediário entre seus fenótipos homozigóticos.

Códon. Uma sequência de três nucleotídios no DNA ou RNA que especifica qual aminoácido será colocado numa posição específica de uma proteína.

Coeficiente de correlação (*r*). Probabilidade de que um indivíduo compartilhe com outro um fator genético herdado de um ancestral comum. *Veja também* Identidade por descendência.

Coeficiente de endocruzamento (*F*). Medida do afastamento da frequência observada de heterozigotos dos valores de equilíbrio de Hardy–Weinberg.

Coeficiente de murchamento. Potencial mínimo de água do solo no qual as plantas conseguem obter água; geralmente assumido ser –1,5 MPa. *Também chamado de* Ponto de murchamento.

Coevolução. Evolução recíproca de adaptações selecionadas pela interação entre duas ou mais espécies.

Coloração de advertência. Padrões ou cores notáveis adotados por presas impalatáveis para advertir sobre sua periculosidade ou nocividade os potenciais predadores. *Também chamada de* Aposematismo.

Competição. Uso ou defesa de um recurso por um indivíduo que reduz a disponibilidade daquele recurso para outros indivíduos, sejam da mesma espécie (competição intraespecífica) ou de outras espécies (competição interespecífica).

Competição aparente. Competição entre duas ou mais espécies mediada por seus consumidores.

Competição assimétrica. Relação competitiva entre duas espécies na qual cada uma apresenta uma vantagem em relação a um fator limitante diferente no ambiente.

Competição de exploração. Competição entre indivíduos de espécies por meio de seus efeitos mútuos sobre os recursos compartilhados. *Compare com* Competição de interferência.

Competição de interferência. Interação antagonista direta entre indivíduos ou espécies competidoras por recursos, normalmente por meios comportamentais ou químicos. *Compare com* Competição de exploração.

Competição interespecífica. Competição entre indivíduos de diferentes espécies. *Compare com* Competição intraespecífica.

Competição intraespecífica. Competição entre indivíduos da mesma espécie. *Compare com* Competição interespecífica.

Competição por acasalamento local. Competição entre machos por acasalamentos que ocorrem no seu local de nascimento ou próximo dele e envolve potencialmente competição entre parentes próximos.

Comportamento social. Interação direta de qualquer tipo entre indivíduos da mesma espécie.

Compostos secundários. Produto químico do metabolismo vegetal produzido para um propósito não metabólico, normalmente como uma defesa contra consumidores.

Comunidade. Associação de populações que interagem normalmente, definida pela natureza de sua interação ou pelo lugar onde vivem.

Comunidade aberta. Associação local de espécies com distribuições ecológicas independentes e somente parcialmente sobrepostas. *Compare com* Comunidade fechada.

Comunidade-clímax. Extremo final de uma sequência sucessional ou sere; comunidade que atingiu um estado estacionário sob um conjunto determinado de condições ambientais.

Comunidade fechada. Comunidade na qual as abrangências de diversas espécies coincidem grandemente, porém se encontram notadamente separadas de outros conjuntos de espécies. *Compare com* Comunidade aberta.

Conceito holístico. Ideia, liderada por Frederic E. Clements, de que os organismos de uma comunidade formam uma unidade discreta e complexa, análoga a um superorganismo. *Compare com* Conceito individualista.

Conceito individualista. Ideia, abraçada por Henry A. Gleason, de que uma comunidade não é uma unidade discreta, mas meramente uma associação fortuita de espécies cujas adaptações e demandas as capacitam a conviver sob as condições físicas e biológicas de um determinado lugar. *Compare com* Conceito holístico.

Condução. Transferência de calor entre substâncias em contato.

Conflito genitor–filhote. Diferença no nível ótimo de investimento parental numa prole específica do ponto de vista do genitor e do filhote, advindo do fato de que os filhotes são geneticamente equivalentes do ponto de vista de seus pais, mas entre si têm um coeficiente de parentesco de apenas 0,50.

Constância. Medida da capacidade de um sistema em resistir à mudança em face de influências externas. *Também chamada de* Resistência. *Compare com* Resiliência.

Constante solar. Intensidade da radiação solar que atinge o limite externo da atmosfera da Terra, aproximadamente 1.366 W/m^2.

Consumidor-chave. Espécie, frequentemente de predador, que tem uma influência dominante na estrutura de uma comunidade, e que pode ser revelada quando a espécie é removida.

Consumidor primário. Um herbívoro, um organismo no nível mais baixo de consumo numa teia alimentar.

Consumidor secundário. Um carnívoro; um consumidor de consumidores primários.

Contexto de borda. Quantidade da matriz de *habitat* adjacente a um fragmento de *habitat* que afeta a probabilidade de um organismo deixar o fragmento.

Contexto de paisagem. Qualidade e arranjo espacial dos tipos de *habitat* numa matriz de *habitat*.

***Continuum*.** Gradiente de características ambientais ou de mudança na composição das comunidades.

***Continuum* de rio.** Conceito de um sistema fluvial que abrange um *continuum* de condições da nascente até a foz, caracterizado pelo crescente aumento do tamanho do leito do rio, vazão de água, nutrientes, carga de sedimentos e produtividade.

Controle. Tratamento que reproduz todos os aspectos de um experimento exceto a variável de interesse.

Controle *bottom-up* ("de baixo para cima"). A influência dos produtores no tamanho dos níveis tróficos acima deles na cadeia alimentar. *Compare com* Controle *top-down*.

Controle *top-down*. Influência dos consumidores nos tamanhos dos níveis tróficos abaixo deles numa teia alimentar. *Compare com* Controle *bottom-up*.

Convecção. Transferência de calor pelo movimento de um fluido, tal como o ar ou a água.

Convergência. Processo pelo qual organismos sem parentesco desenvolvem uma similaridade em resposta a condições ambientais semelhantes.

Convergência intertropical. Região do equador solar onde as correntes de ar superficiais se encontram e começam a subir sob a influência do aquecimento do Sol.

Cooperação. Comportamento social que beneficia tanto o doador quanto o receptor.

Copulação extrapar (CEP). Acasalamento entre uma fêmea e um macho que não é seu parceiro.

Corredeira. Parte rasa de águas rápidas numa corrente. *Compare com* Remanso.

Corredores. Faixas estreitas de *habitat* que facilitam o movimento de organismos entre fragmentos adjacentes de *habitat*.

Corrente. Corpo de água fluindo sobre a superfície da terra.

Corrente de jato. Corrente oeste-leste de ar, de movimento rápido, acerca de 10 km acima da superfície da Terra, que forma uma união de duas células de circulação atmosférica em altas altitudes.

Crescimento determinado. Padrão de crescimento no qual um indivíduo continua a crescer somente até atingir a maturidade. *Compare com* Crescimento indeterminado.

Crescimento exponencial. Aumento (ou decréscimo) contínuo numa população numa taxa proporcional ao número de indivíduos num dado tempo. *Compare com* Crescimento geométrico.

Crescimento geométrico. Aumento (ou diminuição) do tamanho de uma população, medido a intervalos discretos, no qual o incremento é proporcional ao número de indivíduos no início do intervalo. *Compare com* Crescimento exponencial.

Crescimento indeterminado. Padrão de crescimento no qual um indivíduo continua a crescer, normalmente numa taxa declinante, após a maturidade. *Compare com* Crescimento determinado.

Críptica. Diz-se da aparência que permite a um organismo mesclar-se com o ambiente para evitar detecção por outros.

Curva de acumulação. Método de determinar a relação entre a diversidade de espécies e o tamanho da amostra por meio da plotagem do aumento do número de espécies observadas à medida que as amostras são adicionadas. *Compare com* Curva de rarefação.

Curva de autoafinamento. Relação característica entre o peso médio e a densidade populacional encontrada em populações de plantas limitadas pelo espaço ou outros recursos.

Curva de rarefação. Método de determinar a relação entre a diversidade de espécies e o tamanho da amostra fazendo amostragens repetidamente sobre o estoque de indivíduos numa amostra e calculando o número médio de espécies presentes para um dado número de indivíduos. *Compare com* Curva de acumulação.

Custo da meiose. *Veja* Custo dobrado da meiose.

Custo dobrado da meiose. Custo de ajustamento de 50% da reprodução sexual que resulta da contribuição de apenas metade do material genético de um genitor em seus filhotes.

Defesa constitutiva. Composto ou estrutura defensiva que está sempre presente. *Compare com* Defesa induzida.

Defesa induzida. Estrutura defensiva de compostos produzida em resposta à herbivoria ou predação. *Compare com* Defesa constitutiva.

Demografia. Estudo da estrutura e do crescimento das populações.

Densidade. (1) Referente a uma população, o número de indivíduos por unidade de área ou volume; (2) Referente a uma substância, o peso por unidade de volume.

Dependência de densidade positiva. Uma resposta populacional ao aumento da densidade que aumenta as taxas de nascimento e sobrevivência. *Também chamada de* Dependência inversa de densidade. *Compare com* Dependência negativa de densidade.

Dependência inversa de densidade. *Veja* Dependência de densidade positiva.

Dependência negativa de densidade. Resposta populacional a uma densidade crescente que pressiona as taxas de sobrevivência e natalidade. *Compare com* Dependência de densidade positiva.

Dependente da densidade. Que tem uma influência sobre uma população que varia com o seu tamanho. *Compare com* Independente da densidade.

Depressão de endocruzamento. Decréscimo no ajustamento causado pela alta proporção de genótipos homozigotos e a consequente expressão de alelos recessivos deletérios na prole de acasalamentos de parentes próximos.

Deriva continental. Movimento dos continentes sobre a superfície da Terra ao longo do tempo geológico.

Deriva genética. Mudança nas frequências do alelo numa população, devido às variações aleatórias na fecundidade e mortalidade.

Desassimilativa. Qualidade de uma transformação bioquímica que resulta na oxidação de uma forma orgânica de um elemento, e assim sua perda do compartimento orgânico do ecossistema. *Compare com* Assimilativa.

Deslocamento de caracteres. Divergência nos atributos de duas espécies de outra forma semelhantes, onde suas abrangências se sobrepõem, causada pelos efeitos seletivos da competição entre elas.

Desnitrificação. Redução de nitrato e nitrito em forma de nitrogênio molecular (N_2), primordialmente por bactérias especializadas.

Determinista. Não sujeito a, ou não determinado por, uma variação estocástica (randômica).

Detritívoro. Organismo que se alimenta de detritos.

Detrito. Restos de matéria orgânica recentemente morta ou parcialmente decomposta e sua excreta indigerível.

Diapausa. Interrupção temporária do desenvolvimento ou das funções fisiológicas, normalmente associada a um período de condições ambientais desfavoráveis.

Dimorfismo sexual. Diferença nos fenótipos de machos e fêmeas da mesma espécie.

Dioico. Nas plantas, diz-se da ocorrência de órgãos sexuais masculino e feminino em indivíduos diferentes. *Compare com* Monoico.

Diploide. Que tem dois conjuntos de cromossomos. *Compare com* Haploide.

Dispersão. Distância dos indivíduos entre eles dentro da abrangência geográfica de uma população.

Distância de dispersão de vida. Distância média na qual os indivíduos de uma população se afastam de seu local de nascimento até seu local de reprodução.

Distância ótima de cruzamento. Distância entre parceiros de acasalamento que melhor equilibra o risco da depressão de endocruzamento com o de reduzir o ajustamento da prole por passar os genes adaptados a diferentes condições ambientais.

Distribuição. Área geográfica ocupada por uma população.

Distribuição agregada. Padrão de distribuição no qual os indivíduos encontram-se em grupos discretos. *Compare com* Distribuição ao acaso *e* Distribuição uniforme.

Distribuição ao acaso. Padrão de dispersão no qual os indivíduos estão distribuídos independentemente da posição dos outros. *Compare com* Distribuição agregada *e* Distribuição uniforme.

Distribuição etária estável. Proporção de indivíduos em diversas faixas etárias numa população que cresce numa taxa constante.

Distribuição livre ideal. Distribuição de indivíduos entre fragmentos de *habitat* de qualidades intrínsecas diferentes, tal que as qualidades percebidas dos fragmentos, em termos de ajustamento para os indivíduos que os ocupam, são iguais.

Distribuição uniforme. Padrão de dispersão no qual cada indivíduo mantém uma distância mínima entre si e seus vizinhos. *Compare com* Distribuição agregada *e* Distribuição ao acaso.

Diversidade alfa. *Veja* Diversidade local.

Diversidade beta. Diferença, ou substituição, de espécies de um *habitat* para outro. *Compare com* Diversidade local *e* Diversidade regional.

Diversidade ecológica. Medida da diversidade que leva em conta a variação dos papéis ecológicos das espécies.

Diversidade filogenética. Medida da biodiversidade que leva em consideração o grau das relações entre os organismos, dando peso maior às formas mais distantemente relacionadas.

Diversidade gama. *Veja* Diversidade regional.

Diversidade genética. Medida da variação genética numa população, espécie ou comunidade.

Diversidade local. Número de espécies numa pequena área de *habitat* homogêneo. *Também chamada* Diversidade alfa. *Compare com* Diversidade regional *e* Diversidade beta.

Diversidade regional. Número de espécies observadas em todos os *habitats* numa grande área geográfica que não inclui barreiras significativas à dispersão. *Também chamada de* Diversidade gama. *Compare com* Diversidade local *e* Diversidade beta.

DNA. *Ver* Ácido desoxirribonucleico.

Doador. Indivíduo, numa interação social, que dirige seu comportamento para outro indivíduo. *Compare com* Receptor.

Doença emergente. Doença que aparece numa população ou espécie pela primeira vez, ou que avança rapidamente em sua incidência ou abrangência geográfica.

Dominante. (1) Diz-se de um alelo que mascara a expressão de outro alelo (recessivo) do mesmo gene. *Compare com* Recessivo. (2) Diz-se de uma espécie que é particularmente abundante ou exerce grande influência num sistema ecológico. (3) Comportamentalmente dominante.

Dormência. Estado fisiologicamente inativo, tal como a hibernação, diapausa ou dormência de semente, normalmente assumido quando as condições não permitem ao organismo funcionar normalmente.

Dossel. Camada superior da vegetação de uma floresta.

Drenagem ácida de mina. Escoamento superficial de rejeitos de minas contendo ácido sulfúrico, que se forma quando enxofre orgânico é oxidado em contato com a atmosfera.

Ecologia. Estudo das interações dos organismos uns com os outros e com seus ambientes.

Ecologia de paisagem. Estudo da composição de paisagens e dos arranjos espaciais de *habitats* entre eles, e de como aqueles padrões influenciam os indivíduos, as populações, as comunidades e os ecossistemas nas diferentes escalas.

Ecologia ecossistêmica. Estudo dos sistemas naturais do ponto de vista do fluxo de energia e do ciclo de matéria.

Ecossistema. Conjunto de organismos juntos incluindo seus ambientes físicos e químicos.

Ecótipo. Subpopulação geneticamente diferenciada que está adaptada às condições específicas de um *habitat.*

Ecótono. Região de rápida troca de espécies ao longo de um transecto espacial ou gradiente ecológico; uma zona de transição entre comunidades.

Ecoturismo. Viajar com propósitos recreacionais de observar espécies, *habitats* ecológicos ou paisagens incomuns.

Ectomicorriza (EcM). Associações mutualistas de fungos com raízes de plantas, nas quais o fungo forma uma capa em torno do exterior da raiz e penetra os espaços intracelulares da camada cortical. *Compare com* Micorriza arbuscular.

Ectotérmico. Organismo que usa calor externo para manter sua temperatura corporal. *Compare com* endotérmico.

Efeito Coriolis. Efeito da rotação da Terra sobre os padrões da atmosfera e oceanos, que faz os ventos e as correntes desviarem para a direita em sua viagem no Hemisfério Norte e para a esquerda no Hemisfério Sul.

Efeito de gargalo. *Veja* Gargalo populacional.

Efeito de herança. Influência de longa duração de processos históricos sobre um ecossistema atual.

Efeito de resgate. Prevenção contra a extinção de uma subpopulação declinante pela imigração de indivíduos de outra mais produtiva.

Efeito estufa. Aumento na média global das temperaturas resultante do aumento na concentração de dióxido de carbono e outros gases absorventes de calor na atmosfera.

Efeito filogenético. Semelhança entre duas ou mais espécies em consequência exclusivamente de seu ancestral comum.

Efeito prioritário. Resultado de uma interação entre duas espécies durante uma sequência sucessional cujo resultado depende de qual se estabelece primeiro.

Eficiência de assimilação. Razão entre energia assimilada e energia ingerida.

Eficiência de produção líquida. Percentual da energia assimilada usado para o crescimento e a reprodução.

Eficiência de transpiração. *Veja* Eficiência de uso da água.

Eficiência de uso da água. Razão da produção primária líquida para a transpiração de água por uma planta, normalmente expressa como gramas por quilograma de água. *Também chamada de* Eficiência de transpiração.

Eficiência de uso de nutriente (NUE). Razão da produção de matéria seca para a assimilação de um nutriente em particular, normalmente expressado em gramas por grama.

Eficiência ecológica. Percentual de energia ou biomassa produzido num nível trófico e transferido para o próximo.

Eficiência fotossintetizadora. Percentual de energia da luz do Sol que é convertido em produção primária líquida durante a estação de crescimento.

Egoísmo. Comportamento social que beneficia o doador à custa do receptor.

El Niño. Corrente quente que surge a cada inverno ao longo da costa ocidental do norte da América do Sul; também usado para se referir a um padrão climático global observado nos anos em que essa corrente ocorre de forma particularmente intensa. *Compare com* La Niña.

Emergente. (1) Diz-se das árvores que se erguem acima do dossel da floresta; (2) Diz-se das plantas de alagados enraizadas abaixo da linha da água.

Endêmico. (1) Que ocorre numa região em especial e em nenhum lugar mais; (2) Diz-se de uma doença presente num nível baixo dentro de uma população.

Endemismo. Estado de uma espécie que está restrita a uma única região.

Endocruzamento. Acasalamento entre indivíduos proximamente aparentados.

Endotérmico. Organismo que mantém sua temperatura corporal por geração metabólica de calor. *Compare com* Ectotérmico.

Energia assimilada. Porção da energia contida no alimento que um organismo digere e absorve.

Energia excretada. Percentual da energia assimilada que é excretada em forma de rejeitos orgânicos contendo nitrogênio, produzido quando a dieta contém excesso de nitrogênio.

Energia expelida. Energia contida nos componentes indigeríveis dos alimentos que são defecados ou regurgitados.

Energia respirada. Porção da energia assimilada que é usada para atender necessidades metabólicas, a maior parte da qual escapa do organismo como calor.

Engenheiro de ecossistema. Animal cujas atividades têm um efeito desproporcionalmente grande na paisagem.

Envelope ecológico. Catálogo das condições ecológicas no local onde uma espécie foi registrada, usado na modelagem de nicho ecológico.

Epífita. Planta que cresce sobre outra e não está enraizada no solo, mas, em vez disso, retira umidade e nutrientes do ar e da chuva.

Epilímnio. Camada superficial morna e rica em oxigênio de um corpo de água que jaz acima da termoclina. *Compare com* Hipolímnio.

Equação logística. Expressão matemática de uma taxa exponencial de crescimento populacional que diminui de forma aproximadamente linear conforme o tamanho da população aumenta.

Equador solar. Paralelo de latitude que jaz diretamente sob o zênite solar numa dada estação.

Equilíbrio de Hardy–Weinberg (HWE). Proporções de homozigotos e heterozigotos numa população que obedecem às premissas da lei de Hardy–Weinberg.

Equilíbrio imposto pelo consumidor. Equilíbrio que resulta quando um aumento numa população-recurso resulta num correspondente aumento numa população-consumidor, que controla a população-recurso até um ponto bem abaixo de sua capacidade de suporte. *Compare com* Equilíbrio imposto pelo recurso.

Equilíbrio imposto pelo recurso. Equilíbrio que resulta quando uma população de consumidores fica limitada e uma população de recursos que ela explora escapa do seu controle e aumenta até a capacidade de suporte estabelecida pelos seus próprios recursos. *Compare com* Equilíbrio imposto pelo consumidor.

Erva. Organismo, geralmente com grande poder de dispersão, capaz de viver em *habitats* altamente perturbados.

Ervas de folhas largas (dicotiledôneas herbáceas). Plantas herbáceas de folhas largas.

Escala. Dimensão no tempo ou no espaço sobre a qual a variação é percebida.

Esclerófilo. Caracterizado por folhas duras, ásperas e frequentemente pequenas.

Especialistas de borda. Espécies especializadas em viver nos ecótonos.

Espécie bandeira. Espécie altamente valorizada pela sociedade humana, cuja preservação resulta na preservação de outras espécies que vivem junto a ela.

Estabilidade. Na biologia de população, quando o tamanho da população atinge um equilíbrio invariante.

Estabilidade neutra. Tipo de comportamento dinâmico no qual um sistema em equilíbrio não retorna a ele após uma perturbação.

Estação de crescimento. Parte do ano na qual as condições são adequadas ao crescimento das plantas; nas regiões temperadas, definida pelas estações livres de gelo.

Estado estacionário. Condição de um sistema na qual forças ou fluxos opostos se encontram equilibrados.

Estados estáveis alternativos. Dois ou mais pontos de equilíbrio estáveis e somente um dos quais está ocupado por uma população em um dado momento.

Estepe. Campo temperado na Ásia Central.

Estequiometria. Estudo do equilíbrio entre entradas e saídas.

Estocástico. Resultante de eventos aleatórios.

Estômato. Abertura na superfície de uma folha, através da qual a troca gasosa com a atmosfera tem lugar. *Também chamado de* Estoma.

Estratégia de distribuição de risco (*Bet hedging*). Redução do risco de mortalidade ou da falha reprodutiva numa variável ambiental pela adoção de uma estratégia intermediária, ou diversas estratégias alternativas simultaneamente, ou pela diluição do risco no tempo e no espaço (por exemplo, por reprodução perene em vez de anual).

Estratégia evolutiva estável. Estratégia tal que, se todos os membros de uma população a adotassem, nenhuma estratégia alternativa poderia invadir aquela população.

Estratégia mista. Estratégia estável evolutiva que resulta na persistência de dois ou mais fenótipos numa população, cada um ocupando uma proporção do equilíbrio determinada pelos ajustamentos dependentes da frequência dos fenótipos.

Estratificação. Estabelecimento num corpo de água de camadas com diferentes temperaturas ou salinidades devido às diferenças de densidade.

Estrutura espacial. Densidade e espaçamento de indivíduos numa população.

Estrutura etária. Distribuição de indivíduos entre as classes etárias numa população.

Estrutura populacional. Atributos de uma população, incluindo a densidade e a distribuição dos indivíduos na sua abrangência geográfica, e as proporções dos indivíduos em cada faixa etária e classe sexual. *Veja também* Estrutura etária e Estrutura espacial.

Estuário. Corpo de água na foz de um rio.

Eussociabilidade. Organização social complexa das térmitas, formigas e muitas vespas e abelhas, caracterizada por proles adultas estéreis vivendo em cooperação com um ou uns poucos indivíduos que produzem ovos e filhotes.

Eutroficação. Enriquecimento por nutrientes de um ecossistema aquático; frequentemente refere-se a um sobre-enriquecimento causado por esgoto ou escoamento de plantações fertilizadas, que resulta num crescimento bacteriano excessivo e na depleção de oxigênio.

Eutrófico. Rico em nutrientes inorgânicos exigidos por organismos. *Compare com* Oligotrófico.

Evaporação. Transformação de água do estado líquido em estado gasoso com absorção de energia térmica.

Evapotranspiração potencial (PET). Quantidade de água que poderia ser transpirada pelas plantas e evaporada do solo, dadas as temperaturas e umidades locais, se a água não fosse limitada.

Evento fundador. Colonização de uma ilha ou fragmento de *habitat* por um pequeno número de indivíduos que possuem somente uma pequena amostra da variação genética da população de origem. *Compare com* Gargalo populacional.

Evolução. Mudança no *pool* gênico de uma população.

Exocruzamento. Acasalamento entre indivíduos não aparentados; nos hermafroditas, a fertilização que ocorre entre gametas de indivíduos diferentes. *Compare com* Endocruzamento *e* Autocruzamento.

Experimento. Manipulação controlada de um sistema para determinar o efeito de uma mudança em uma ou mais variáveis.

Experimento de jardim comum. Método de pesquisa no qual organismos de *habitats* diferentes crescem juntos no mesmo lugar para testar diferenças genéticas na ausência de influências ambientais diferentes.

Experimento de transposição recíproca. Troca de indivíduos da mesma espécie entre dois *habitats* ou regiões diferentes para determinar as contribuições relativas do genótipo e do ambiente para o fenótipo.

Experimento natural. Abordagem para teste de hipóteses que se baseia na variação natural do ambiente para criar tratamentos experimentais razoavelmente controlados.

Extensão. Tamanho da área de uma paisagem de interesse. *Compare com* Granulosidade.

Extinção antropogênica. Extinção causada por atividades humanas.

Extinção de fundo. Extinção de espécies ou táxons superiores numa taxa relativamente baixa, durante períodos sem mudanças ambientais rápidas. *Compare com* Extinção em massa.

Extinção em massa. Desaparecimento repentino de uma grande proporção de espécies ou táxons mais altos em consequência de uma catástrofe natural. *Compare com* Extinção de fundo.

Extremófilo. Organismo que pode tolerar condições ambientais extremas.

Facilitação. Processo pelo qual uma espécie aumenta a probabilidade de uma outra se estabelecer, particularmente no início de uma sucessão. *Compare com* Inibição *e* Tolerância.

Fator de aproximação (*Proximate factor*). Aspecto do ambiente que o organismo usa como uma indicação para comportamento, mas que não afeta diretamente o ajustamento do indivíduo (como o comprimento do dia). *Compare com* Fator final (*Ultimate factor*).

Fator final (*Ultimate factor*). Aspecto do ambiente que afeta diretamente o ajustamento de um organismo (como suprimento de alimento). *Compare com* Fator de aproximação (*Proximate factor*).

Fecundidade. Número de filhotes produzidos por episódio reprodutivo.

Fenóis. Hidrocarbonetos aromáticos produzidos por plantas, muitos dos quais apresentam propriedades antimicrobianas.

Fenótipo. Expressão física de um genótipo do organismo na sua estrutura e função; expressão externa e comportamento do organismo. *Compare com* Genótipo.

Fertilização. Na reprodução sexuada, a união dos gametas masculino e feminino para formar um zigoto.

Fixação. Perda de todos os alelos de um gene de uma população, exceto um, que é dito estar *fixo*.

Fixação de nitrogênio. Assimilação biológica do nitrogênio atmosférico para formar compostos orgânicos nitrogenados.

Flor perfeita. Flor que tem ambos os órgãos sexuais masculino e feminino (anteras e carpelos).

Fluvial. Das, ou referindo-se às, águas dos rios.

Fluxo gênico. Troca de genes entre populações por meio do movimento de indivíduos, gametas ou esporos.

Forma de crescimento. Estrutura física de uma planta.

Forrageamento ótimo. Conceito teórico que busca explicar o comportamento de forrageamento em termos de custos de ajustamento e os benefícios de cada comportamento alternativo possível.

Forrageamento sensível ao risco. Comportamento de forrageamento influenciado pela presença de predadores ou risco de predação.

Forrageio de ponto central. Comportamento de forrageio no qual o alimento obtido é trazido para um lugar central, tal como um ninho com filhotes.

Fotoautótrofo. Organismo que usa a luz do Sol como sua fonte primária de energia para a síntese de compostos orgânicos. Fotoautotrófico. *Compare com* Quimioautótrofo.

Fotoperíodo. Duração da luz do dia num período de 24 horas.

Fotorrespiração. Oxidação de carboidratos em dióxido de carbono e água pela Rubisco, a enzima responsável pela assimilação de carbono em baixas concentrações de CO_2, revertendo as reações de luz da fotossíntese.

Fotossíntese C_3. Via fotossintética mais comum, na qual o dióxido de carbono é inicialmente assimilado num composto de três carbonos, o gliceraldeído 3-fosfato (*G3P*).

Fotossíntese C_4. Via fotossintética na qual o dióxido de carbono é inicialmente assimilado num composto de quatro carbonos, o ácido oxaloacético (OAA), nas células do mesófilo das folhas.

Fragmento. *Veja* Fragmento de *habitat*.

Fragmento de *habitat*. Área de *habitat* com os recursos e as condições necessárias para uma população persistir.

Frequência. Referindo-se aos alelos, é o número de cópias de um alelo específico de um gene dividido pelo número total de cópias daquele gene na população.

Gameta. Célula haploide que se funde com outra célula haploide do sexo oposto durante a fertilização para formar um zigoto. Nos animais, o gameta masculino é chamado de espermatozoide e o feminino de ovo ou óvulo.

Gargalo populacional. Período durante o qual uma população permanece com um tamanho muito pequeno, e assim fica vulnerável à perda de diversidade genética por deriva genética. *Compare com* Evento fundador.

Gene. Todos os códons que especificam a sequência de aminoácidos para uma proteína, junto com quaisquer sequências que regulam sua expressão.

Generalização. Padrão no qual uma quantidade razoável de observações produz poucas exceções.

Genética populacional. Estudo das variações nas frequências dos genes e genótipos numa população.

Genótipo. Características genéticas que determinam a estrutura e o funcionamento de um organismo. *Compare com* Fenótipo.

Gônada. Órgão sexual principal no qual gametas masculinos ou femininos são produzidos.

Gonduana. Grande massa de terra no Hemisfério Sul durante o início da era Mesozoica, constituída da atual América do Sul, África, Índia, Austrália e Antártida.

Gráfico de grau de abundância. Gráfico que representa as abundâncias das espécies numa comunidade ou amostra, normalmente em escala logarítmica, classificadas da mais comum para a mais rara.

Granulosidade. Grau de resolução no qual uma paisagem é vista. *Compare com* Extensão.

Grêmio. Grupo de espécies que ocupam posições ecológicas semelhantes na mesma comunidade.

Guarda de acasalamento. Associação íntima de machos com suas parceiras fêmeas para impedir seus acasalamentos com outros machos.

***Habitat*.** Lugar ou ambiente físico onde um organismo normalmente vive, frequentemente caracterizado por uma forma vegetal ou característica física dominante (por exemplo, um *habitat* de corrente, um *habitat* de floresta).

Haplodiploidismo. Mecanismo de determinação sexual no qual as fêmeas se desenvolvem de ovos diploides fertilizados, e os machos, de ovos haploides não fertilizados.

Haploide. Que tem um único conjunto de cromossomos. *Compare com* Diploide.

Haplótipo. Genótipo de um organismo haploide ou parte haploide de um genoma (como um gameta, mitocôndria ou cloroplasto).

Herbívoro. Organismo que consome plantas vivas ou suas partes.

Hermafrodita. Organismo que tem ambas as funções sexuais masculina e feminina.

Hermafrodita sequencial. Indivíduo que muda de sexo durante seu tempo de vida. *Compare com* Hermafrodita simultâneo.

Hermafrodita simultâneo. Indivíduo que tem ambas as funções sexuais masculina e feminina ao mesmo tempo. *Compare com* Hermafrodita sequencial.

Heterótrofo. Organismo que usa outros organismos ou seus restos como fonte de energia e nutrientes. Heterotrófico. *Compare com* Autótrofo.

Heterozigoto. Que contém dois alelos diferentes de um gene. *Compare com* Homozigoto.

Hibernação. Estado de dormência de inverno que envolve temperatura e metabolismo corporal baixos.

Hierarquia de dominância. Classificação ordenada de indivíduos num grupo baseada no resultado de encontros agressivos.

Hipertônico. Que tem um potencial osmótico (geralmente, concentração de sal) maior do que o do meio circundante. *Compare com* Hipotônico.

Hipolímnio. Camada fria e deplecionada de oxigênio de um corpo de água que jaz abaixo da termoclina. *Compare com* Epilímnio.

Hipótese. Conjectura acerca ou explicação proposta para um padrão ou relação na Natureza que embute um mecanismo e seu funcionamento.

Hipótese da Rainha Vermelha. Ideia de que a mudança evolutiva num ambiente biológico de uma população, especialmente nas de seus predadores e patógenos, aplica uma pressão de seleção contínua naquela população.

Hipótese de perturbação intermediária. Ideia de que a diversidade de espécies é maior nos *habitats* com quantidades moderadas de perturbação física, devido à coexistência de diferentes estágios sucessionais.

Hipotônico. Que tem um potencial osmótico (geralmente concentração salina) menor do que o do meio circundante. *Compare com* Hipertônico.

Hipoxia. A depleção de oxigênio em um ambiente aquático até o ponto em que os organismos aquáticos não conseguem mais sobreviver lá.

História de vida. Adaptações que constituem a cronologia da vida de um organismo, incluindo atributos tais como a idade da maturidade, a fecundidade e a longevidade.

Homeostase. Manutenção de condições internas constantes em face de um ambiente externo variante.

Homeotermia. Manutenção de uma temperatura corporal constante em face de uma temperatura ambiental variante. *Compare com* Pecilotermia.

Homozigoto. Que contém dois alelos idênticos de um gene. *Compare com* Heterozigoto.

Horizonte. Camada de solo distinguida por suas propriedades físicas e químicas.

Horizonte de solo. *Veja* Horizonte.

Hospedeiro. Organismo vivo sobre ou dentro do qual um parasita reside.

Identidade por descendência. A probabilidade de que dois indivíduos compartilhem cópias de um gene específico herdado de um único ancestral; a probabilidade de que dois alelos sejam cópias idênticas herdadas de um único ancestral. *Veja também* Coeficiente de correlação.

Imagem de busca. Imagem mental formada por um predador quando encontra sua presa com frequência, que o ajuda a identificar e localizar presas adequadas.

Imobilização. Remoção de nutrientes inorgânicos do estoque disponível por meio da incorporação em estruturas orgânicas.

Independente da densidade. Que tem uma influência numa população não proporcional ao tamanho da população. *Compare com* Dependente da densidade.

Índice de *continuum*. Escala de um gradiente ambiental baseada em mudanças nas características físicas ou na composição da comunidade ao longo do gradiente.

Índice de fixação (*F*). Medida da fixação do alelo numa população.

Índice de Margalef. Índice de riqueza de espécies baseado na ideia de que o número de espécies numa amostra aumenta em proporção direta com o logaritmo do número de indivíduos amostrados.

Índice de Simpson (*D*). Medida da diversidade de espécies ponderada pela abundância relativa de cada uma.

Inércia térmica. Tendência de um objeto em permanecer na mesma temperatura, que é maior nos organismos maiores devido à sua menor razão área–volume.

Inibição. Supressão de uma espécie pela presença de outra, especialmente durante uma sequência sucessional. *Compare com* Facilitação *e* Tolerância.

Intemperização. Alteração física e química de material rochoso próximo à superfície da Terra.

Interação consumidor–recurso. Qualquer interação entre espécies na qual uma preda ou de outra forma consome a outra.

Interação genótipo–ambiente. Interação entre as características genéticas e o ambiente de um organismo que determina seu fenótipo.

Interação genótipo–genótipo. Variação na expressão e no ajustamento de genótipos numa espécie dependendo dos genótipos de outra espécie com a qual interage.

Íon. Átomo ou grupo de átomos eletricamente carregados.

Íon de bicarbonato (HCO_3^-). Ânion formado pela dissociação de ácido carbônico.

Irradiação adaptativa. Diversificação de espécies descendentes de um ancestral comum recente.

Irradiância. Intensidade de luz de todos os comprimentos de onda atingindo uma superfície, quantificada em watts por metro quadrado.

Isoclina de crescimento zero. *Veja* Isoclina de equilíbrio.

Isoclina de equilíbrio. Linha num gráfico que representa os tamanhos da população de um predador e de uma presa, ou de populações competidoras, designando pontos nos quais a taxa de crescimento de uma população é zero. *Também chamada de* Isoclina de crescimento zero.

Iteroparidade. História de vida caracterizada por episódios múltiplos de reprodução. *Compare com* Semelparidade.

Jogo do gavião–pombo. Análise da teoria dos jogos do comportamento social que compara os resultados de ajustamento entre os comportamentos cooperativo e egoísta.

La Niña. Padrão climático global caracterizado por fortes ventos e correntes oceânicas frias, fluindo para oeste a partir da costa da América do Sul para o Oceano Pacífico Tropical. *Compare com* El Niño.

Lago. Corpo de água doce em qualquer tipo de depressão.*

Laterita. Camada de solo dura, rica em óxidos de ferro e alumínio, que pode formar-se na superfície de solos tropicais expostos e profundamente intemperizados.

Laterização. Lixiviamento da sílica do solo devido à intemperização, sob condições quentes e úmidas, deixando predominantes os óxidos de ferro e de alumínio.

Laurásia. Grande massa de terra no Hemisfério Norte durante a era Mesozoica, consistindo na atual América do Norte, Europa e a maior parte da Ásia.

Lei da potência de –3/2. Generalização proposta de que a relação entre os logaritmos da biomassa e da densidade populacional de uma planta tem uma inclinação de –3/2.

Lei de Hardy–Weinberg. Proposição matemática de que as frequências dos alelos e genótipos permanecem imutáveis, de geração para geração, numa população infinita, na ausência de seleção natural, mutação, deriva genética e acasalamento seletivo.

Lei do Mínimo de Liebig. Princípio de que o crescimento de uma população é limitado pelos recursos cujo suprimento é mínimo relativo à demanda (o recurso limitante).

Lêntico. Qualidade do que se refere à água doce não corrente. *Compare com* Lótico.

Liana. Trepadeira lenhosa que se enraíza no solo.

Liberação ecológica. Expansão de *habitat* e uso de recursos, assim como aumento na abundância, por uma população numa região de baixa riqueza de espécies.

Limitação de dispersão. Inexistência de uma população em um *habitat* adequado devido a barreiras à dispersão.

Limite de poligenia. Grau de variação entre os territórios nos quais o sucesso reprodutivo de uma fêmea que se acasala com um macho polígeno detentor de um território de alta qualidade é provavelmente igual àquele de uma fêmea que se acasala com um macho monógamo detentor de um território de baixa qualidade.

Longevidade. Duração de vida de um indivíduo.

Lótico. Qualidade do que se refere à água doce corrente. *Compare com* Lêntico.

Macroecologia. Estudo de padrões nos tamanhos das abrangências geográficas de populações e nas densidades e distribuições dos indivíduos naquelas abrangências.

Malignidade. Comportamento social que reduz os ajustamentos do receptor e do doador.

Marcador genético. Variação de qualquer tipo que tenha uma base genética e seja usada para estudar processos populacionais que influenciam os padrões da variação genética.

Matriz de ganhos. Na teoria dos jogos, um gráfico que mostra os resultados do ajustamento dos comportamentos dos jogadores.

Matriz de *habitat*. Tipos de *habitat* que circundam fragmentos de *habitat* adequados para uma determinada espécie.

Maturidade. Aquisição da função reprodutiva, ou a idade na qual isso acontece.

Meiose. Séries de duas divisões por células destinadas a produzir gametas, envolvendo pareamento e segregação de cromossomos homólogos e uma redução do número de cromossomos de diploides para haploides.

Melanismo industrial. Desenvolvimento de coloração escura por organismos crípticos em resposta à presença de poluição industrial, especialmente fumaça, em seus ambientes.

Mésico. Diz-se do *habitat* com precipitação plena e solos bem drenados. *Compare com* Xérico.

Metabolismo do ácido crassulaceano. Via fotossintética na qual a assimilação inicial do carbono num composto de quatro carbonos ocorre à noite; encontrado em algumas plantas suculentas de *habitats* áridos.

Metapopulação. Uma população dividida em subpopulações separadas entre as quais os indivíduos raramente se movem.

Micorriza. Associações mutualísticas de fungos e raízes de árvores no solo que facilitam a assimilação de nutrientes pelas raízes.

Micorriza arbuscular. Associação mutualística de fungos com as raízes das plantas nas quais as hifas fúngicas penetram nas paredes celulares e formam vesículas ou estruturas ramificadas em íntimo contato com as membranas das células das raízes. *Compare com* Ectomicorriza.

Microambiente. *Veja* Micro-*habitat*.

Microcosmo. Sistema pequeno e simplificado, frequentemente mantido em laboratório, que contém as características essenciais de um sistema natural maior.

*N.T.: No Brasil, os lagos, com relação profundidade–área maior, são raros, e as lagoas, com relação profundidade–área menor, mais comuns. Também há muitas "lagunas", periódica ou permanentemente interligadas ao mar.

Micro-*habitat*. Fragmento de *habitat* que pode ser distinguido dos outros por suas condições ambientais.

Microssatélite. Tipo de sequência de DNA não codificadora de proteína, consistindo em uma fila repetida de sequências de dois, três ou quatro nucleotídios.

Mimetismo batesiano. Estratégia de prevenção contra predadores na qual uma espécie palatável (mímico) se assemelha a uma impalatável (modelo). *Compare com* Mimetismo mülleriano.

Mimetismo mülleriano. Estratégia de defesa contra predadores, na qual várias espécies impalatáveis adotam um único padrão de coloração de advertência. *Compare com* Mimetismo batesiano.

Minissatélite. Tipo de sequência de DNA repetitiva não genética relacionada com o microssatélite.

Modelagem de nicho ecológico. Método de prever a distribuição de uma espécie a partir de informações limitadas sobre o intervalo conhecido de condições nas quais os indivíduos daquela espécie ocorrem.

Modelo de compartimento. Representação de um ecossistema no qual os vários componentes são retratados como unidades (compartimentos) que recebem entradas e proporcionam saídas para outros compartimentos.

Modelo de Lotka–Volterra. Modelo de tempo contínuo que calcula a influência de cada uma de duas populações (predador e presa, ou competidores) sobre a abundância da outra.

Modelo de paisagem. Modelo de estrutura populacional espacial no qual os efeitos das diferenças nas qualidades dos *habitats* na matriz de *habitat* são considerados.

Modelo fonte-poço. Modelo de estrutura espacial populacional no qual algumas subpopulações, em fragmentos de *habitat* de alta qualidade (populações-fonte), produzem excesso de filhotes que se dispersam em direção a subpopulações em fragmentos de *habitat* de baixa qualidade, que de outra forma declinariam de tamanho (populações-poço).

Modelo matemático. Representação de um sistema complexo por um conjunto de equações que correspondem às relações presumidas de cada um dos componentes do sistema com os outros componentes e com as influências externas.

Modelo metapopulacional. Modelo de estrutura populacional espacial que descreve um conjunto de subpopulações ocupando fragmentos de *habitat* entre os quais os indivíduos se movem pouco e a matriz de *habitat* no meio é considerada apenas como uma barreira ao movimento.

Modelo S-I-R. Modelo de transmissão de doenças contagiosas segundo o qual *S* representa a suscetibilidade individual, *I* representa os indivíduos infectados e *R*, indivíduos recuperados por imunidade adquirida.

Monogamia. Sistema de acasalamento no qual cada indivíduo se acasala com somente um indivíduo do sexo oposto, geralmente envolvendo uma ligação de parceria forte e duradoura. *Compare com* Poligamia.

Monoico. Nas plantas, a ocorrência de órgãos sexuais masculinos e femininos em flores diferentes do mesmo indivíduo. *Compare com* Dioico.

Morte programada. Morte como parte de uma história de vida semélpara.

Mutação. Qualquer mudança no genótipo de um organismo que ocorre no nível do gene, cromossomo ou genoma; normalmente aplicada às mudanças na sequência de nucleotídios do DNA.

Mutação de ponto. Substituição de um dos nucleotídios num códon de DNA que muda o aminoácido que ele especifica. *Compare com* Mutação silenciosa.

Mutação neutra. *Veja* Mutação silenciosa.

Mutação silenciosa. Substituição de um dos nucleotídios num códon de DNA que não muda o aminoácido que ele especifica. *Também chamada de* Mutação neutra ou Mutação sinônima. *Compare com* Mutação de ponto.

Mutação sinônima. *Veja* Mutação silenciosa.

Mutualismo. Interação entre duas espécies que beneficia ambas.

Mutualismo defensivo. Relação entre duas espécies na qual uma das espécies defende a outra contra seus consumidores, e normalmente recebe algum tipo de nutrição ou espaço de vida em troca.

Mutualismo dispersivo. Relação entre duas espécies nas quais uma delas transporta pólen ou dispersa sementes e normalmente recebe algum tipo de nutrição em troca.

Mutualismo trófico. Relação simbiótica entre duas espécies na qual cada espécie supre a outra com um nutriente ou fonte de energia limitante que não pode ser obtida pela espécie sozinha.

Negociação. Consequência de devotar tempo, energia ou materiais limitados a uma estrutura, função ou comportamento à custa de outro.

Nicho. Conjunto de condições que uma espécie pode tolerar e as formas de vida que persegue; papel funcional de uma espécie na comunidade, frequentemente concebido como um espaço multidimensional.

Nicho fundamental. Intervalo de condições e recursos no qual os indivíduos de uma espécie podem persistir. *Compare com* Nicho percebido.

Nicho percebido. Intervalo de condições físicas e recursos no qual os indivíduos de uma espécie podem persistir na presença de competidores e consumidores. *Compare com* Nicho fundamental.

Nitrificação. Oxidação de amônia por bactérias especializadas, produzindo nitrito e nitrato.

Nível trófico. Posição na teia alimentar, influenciada pelo número de passos de transferência de energia dos produtores primários até aquele nível.

Norma de reação. Relação entre o fenótipo de um indivíduo com um genótipo específico e as condições do ambiente daquele indivíduo.

Nucleotídio. Qualquer um dos diversos compostos químicos que formam as unidades estruturais do RNA e do DNA, e consistem numa base de purina ou pirimidina, um açúcar ribose (RNA) ou desoxirribose (DNA) e ácido fosfórico.

Observação. Fato, padrão ou relação encontrada na Natureza que convida à explicação ou especulação.

Oligotrófico. Pobre em nutrientes inorgânicos exigidos pelos organismos. *Compare com* Eutrófico.

Onivoria. Alimentação em mais de um nível trófico.

Organismo. Um ser vivo; a unidade mais fundamental da ecologia.

Oscilação. Padrão de flutuação regular em torno de um valor médio.

Oscilação amortecida. Padrão de oscilações com amplitudes progressivamente menores, como no tamanho de algumas populações que se aproximam de seu ponto de equilíbrio. *Compare com* Caos *e* Ciclo limite.

Oscilação sul. Reverso dos gradientes típicos de pressões atmosféricas sobre o oceano Pacífico equatorial central que dispara o evento El Niño.

Osmorregulação. Processo de manter um equilíbrio salino apropriado.

Osmose. Tendência da água em se mover das baixas para as altas concentrações de soluto.

Ótimo. Intervalo estreito de condições ambientais às quais um organismo está mais bem adaptado.

Padrão. Conjunto de eventos ou objetos recorrentes, que geralmente se repetem de forma previsível. *Compare com* Processo.

Paisagem. Grande área consistindo em um mosaico de diversos tipos de *habitat*.

Pangeia. Supercontinente que existiu no fim da era Paleozoica e que englobava a maior parte da massa terrestre, incluindo as futuras Laurásia e Gonduana.

Parasita. Organismo que consome partes de um hospedeiro vivo, normalmente sem matá-lo.

Parasitoide. Inseto cuja larva vive no interior de um hospedeiro vivo e consome seus tecidos, normalmente um outro inseto.

Paridade. Número de episódios de reprodução durante a vida de um indivíduo.

Partenogênese. Reprodução sem a fertilização por gametas masculinos, normalmente envolvendo a formação de óvulos diploides cujo desenvolvimento inicia-se espontaneamente.

Pastagem.* (1) Consumo de parte dos tecidos de uma planta, quando referente a sistemas terrestres; (2) Remoção da cobertura de plantas ou algas de um substrato, quando referente a sistemas aquáticos.

Patógeno. Parasita, especialmente um micro-organismo, que causa doença em seu hospedeiro.

Pecilotermia. Conformidade à temperatura ambiental externa. *Compare com* Homeotermia.

Pegada ecológica. Área de terra exigida para sustentar a energia necessária de um único humano no seu padrão material de vida.

***Per capita*.** Expressado numa base por indivíduo.

Perfil de temperatura. Relação da temperatura com a profundidade abaixo da superfície da água ou do solo, ou com a altura acima do solo.

***Permafrost*.** Camada de solo permanentemente congelado encontrado em altas latitudes.

Perturbação. Evento que causa uma mudança rápida ou marcante numa população ou comunidade, frequentemente pensado como o deslocamento de um sistema ecológico de seu ponto de equilíbrio.

pH. Medida da acidez ou alcalinidade; o negativo do logaritmo comum da concentração de íon hidrogênio, medido em moles por litro.

Pirâmide de energia. Ideia de que o fluxo de energia através da cadeia alimentar diminui em direção aos níveis tróficos mais altos.

Plasticidade fenotípica. Capacidade de base genética de um indivíduo em responder às variações ambientais por meio da mudança na sua forma, função ou comportamento.

Pleiotropia. Efeito de um único gene em múltiplos atributos.

Podzolização. Decomposição e perda de partículas de argila nos solos ácidos de regiões frias e úmidas.

Poliandria. Sistema de acasalamento no qual uma fêmea se acasala com mais de um macho ao mesmo tempo. *Compare com* Poliginia.

Poligamia. Sistema de acasalamento no qual um macho se acasala com mais de uma fêmea (poliginia) ou uma fêmea se acasala com mais de um macho (poliandria) ao mesmo tempo. *Compare com* Monogamia.

Poliginia. Sistema de acasalamento no qual um macho se acasala com mais de uma fêmea ao mesmo tempo. *Compare com* Poliandria.

Polimorfismo. Ocorrência de mais de um fenótipo ou genótipo distinto numa população.

Ponto de compensação. Profundidade da água ou intensidade da luz na qual a respiração e a fotossíntese se equilibram; o limite inferior da zona eufótica. *Compare com* Ponto de saturação.

Ponto de equilíbrio de união. Combinação de tamanhos de populações de predadores e presas na qual os dois tamanhos não mudam; ponto no qual isoclinas de equilíbrio de duas populações se cruzam.

Ponto de inflexão. Ponto no qual uma curva de crescimento logístico ou outra sigmoide muda de sua fase aceleradora para a fase desaceleradora ($N = K/2$).**

Ponto de murchamento. *Veja* Coeficiente de murchamento.

Ponto de saturação. Intensidade de luz acima da qual a taxa de fotossíntese não aumenta mais. *Compare com* Ponto de compensação.

***Pool* de espécies.** O grupo inteiro de espécies numa região fonte da qual colonizadores de uma ilha ou fragmento de *habitat* se originam.

***Pool* gênico.** Todos os alelos de todos os genes de todos os indivíduos de uma população.

População. Conjunto de indivíduos de uma determinada espécie que habita uma área em particular.

População-fonte. Subpopulação que produz um excesso de indivíduos além do número necessário para se manter e a partir do qual há uma emigração líquida. *Compare com* População-poço.

População local. *Veja* Subpopulação.

População mínima viável (MVP). Número mínimo de indivíduos necessários para impedir que uma população sofra extinção estocástica.

População-poço. Subpopulação que diminuiria de tamanho devido às altas taxas de mortalidade, baixas taxas de reprodução ou ambas, se não fosse mantida pela imigração de outras subpopulações. *Compare com* População-fonte.

Potencial de água. Intensidade das forças que retêm água no solo ou numa célula, normalmente dada em forma de pressão.

Potencial mátrico. Potencial de água gerado pela atração da água às superfícies das partículas do solo.

Potencial osmótico. Força com a qual uma solução aquosa atrai água por osmose; normalmente expressada em forma de pressão.

Pradaria. Campo temperado na América do Norte central.

Pré-adaptação. Atributo desenvolvido para um propósito que se torna útil para outro propósito num ambiente diferente.

Predador. Animal ou protista (raramente uma planta) que mata e come animais ou protistas.

Pressão de equilíbrio de vapor de água. Quantidade de vapor de água na atmosfera na qual a tendência da água líquida em evaporar e a do vapor de água em se condensar ficam equilibradas.

Pressão de raiz. Pressão criada quando o potencial osmótico nas raízes de uma planta puxa água do solo para a planta e que força a água na direção dos xilemas.

Previsão. Consequência lógica de uma hipótese ou resultado de um modelo que descreve algum aspecto de um sistema.

Princípio da exclusão competitiva. Princípio que estabelece que duas ou mais espécies não podem coexistir indefinidamente sobre um recurso limitado.

Princípio de *handicap*. A ideia de que as apresentações elaboradas e sexualmente selecionadas, assim como os adornos, agem como *handicaps* que demonstram o alto ajustamento geral do portador.

Princípios termodinâmicos. Conjunto de princípios relacionados com o calor e o movimento que governa todas as transformações de energia.

Processo. Evento que causa mudança num sistema ecológico. *Compare com* Padrão.

Produção líquida do ecossistema. Equilíbrio entre ganhos e perdas de energia num ecossistema; uma medida da acumulação líquida de energia.

Produção primária. Assimilação (produção primária bruta) ou acumulação (produção primária líquida) de energia nutriente por plantas e outros autótrofos.

Produção primária bruta. Energia total assimilada por autótrofos por meio da fotossíntese. *Compare com* Produção primária líquida.

Produção primária líquida. Parte da produção primária bruta acumulada nos tecidos dos autótrofos. *Compare com* Produção primária bruta.

Produtividade máxima sustentável (MSY). Taxa máxima na qual os indivíduos podem ser coletados de uma população sem reduzir o tamanho desta – i. é, na qual o recrutamento se iguala ou excede a coleta.

Produtor primário. Planta ou outro autótrofo que assimila energia da luz do Sol (fotoautótrofo) ou de compostos orgânicos reduzidos (quimioautótrofo) e a utiliza para sintetizar compostos orgânicos.

Promiscuidade. Acasalamento com muitos indivíduos do sexo oposto, geralmente sem a formação de relações fortes ou duradouras.

Q_{10}. Razão entre a taxa de um processo fisiológico numa dada temperatura e a taxa numa temperatura 10°C mais baixa.

Quimioautótrofo. Organismo que oxida compostos inorgânicos para obter energia para a síntese de compostos orgânicos. Quimioautotrófico. *Compare com* Fotoautótrofo.

Radiação. Energia emitida na forma de ondas eletromagnéticas.

Radiação infravermelha (IV). Radiação eletromagnética com comprimento de onda maior do que cerca de 700 nm. *Compare com* Radiação ultravioleta (UV).

---

*N.T.: Em inglês existem duas palavras (*grazing* e *browsing*) com uma só tradução, separando-se a forma de comer de um antílope, que come as folhas de gramíneas no solo, da de uma girafa, que come as folhas e pequenos galhos junto de uma árvore.

**N.T.: Esta não é a definição científica de ponto de inflexão de uma curva; ela deve ser considerada apenas dentro do contexto deste livro.

Radiação ultravioleta (UV). Radiação eletromagnética com comprimento de onda menor do que cerca de 400 nm. *Compare com* Radiação infravermelha.

Rainha. Numa colônia de insetos eussociais, uma fêmea reprodutiva fértil e completamente desenvolvida.

Razão de acumulação de biomassa. Razão entre biomassa e produtividade.

Razão sexual. Razão do número de indivíduos de um sexo em relação ao número de indivíduos do outro sexo na progênie de um indivíduo ou numa população.

Receptor. Indivíduo, numa interação social, em direção ao qual o comportamento é dirigido. *Compare com* Doador.

Recessivo. Diz-se de um alelo cuja expressão é mascarada por um alelo alternativo (dominante) do mesmo gene. *Compare com* Dominante.

Recife de coral. Estrutura naturalmente construída a partir de esqueletos de corais em águas tropicais rasas, frequentemente a fundação de uma zona ecológica marinha rica e produtiva.

Recrutamento. Adição de novos indivíduos à população reprodutiva por reprodução.

Recurso. Qualquer substância ou fator consumido por organismos e usado para suas manutenções e crescimentos, e que sustenta taxas populacionais crescentes à medida que sua disponibilidade no ambiente aumenta.

Recurso limitante. Recurso que é o mais escasso em relação às demandas de uma população e que, portanto, limita o crescimento daquela.

Recurso não renovável. Recurso que não é regenerado e que se torna indisponível quando usado. *Compare com* Recurso renovável.

Recurso renovável. Recurso continuamente regenerado ou renovado. *Compare com* Recurso não renovável.

Região afrotropical. Região biogeográfica correspondendo aproximadamente ao continente africano. *Também chamada de* Região Etiopiana.

Região Australiana. Região biogeográfica correspondente aproximadamente a Austrália, Nova Guiné e ilhas circunvizinhas.

Região Etiopiana. *Veja* Região afrotropical.

Região fotossintetizadora ativa (PAR). Intervalo de comprimentos de onda de luz adequados para a fotossíntese, indo de 400 nm (violeta) até 700 nm (vermelho), correspondendo à porção visível do espectro eletromagnético.

Região Indo-Malásia. Região biogeográfica que corresponde aproximadamente à Índia e ao Sudeste da Ásia. *Também chamada de* Região Oriental.

Região Neártica. Região biogeográfica correspondente à América do Norte.

Região Neotropical. Região biogeográfica que corresponde à América do Sul, América Central Tropical e West Indies.

Região Oriental. *Veja* Região Indo-Malásia.

Região Paleártica. Região biogeográfica correspondente aproximadamente à Ásia e à Europa temperadas.

Regra de equivalência de energia. Princípio no qual as populações tendem a consumir a mesma quantidade de alimento por unidade de área e assim causar efeitos semelhantes sobre os processos populacionais e ecossistêmicos, a despeito do tamanho dos indivíduos.

Relação espécie–área. Relação positiva entre a riqueza de espécies e a área de fragmento de *habitat*, ilha ou região.

Remanso. Faixa de água relativamente profunda, de movimento lento das águas, numa corrente. *Compare com* Corredeira.

Reprodução assexuada. Reprodução sem a união sexual de gametas (fertilização). *Compare com* Reprodução sexuada.

Reprodução sexuada. Reprodução por meio da união de dois gametas (fertilização) para formar um zigoto. *Compare com* Reprodução assexuada.

Reprodução vegetativa. Processo reprodutivo assexuado pelo qual os brotos que emergem das raízes, rizomas ou folhas de uma planta formam indivíduos separados com genótipos idênticos àqueles da planta genitora.

Resfriamento adiabático. Decréscimo na temperatura com o aumento da altitude causado pela expansão do ar sob pressão atmosférica decrescente.

Resiliência. Capacidade de um sistema em retornar a um estado referencial após uma perturbação. *Compare com* Constância.

Resistência. *Veja* Constância.

Resistência cruzada. Resistência ou imunidade a um patógeno resultante da infecção por outro em geral intimamente relacionado.

Respiração. Uso de oxigênio para metabolizar compostos orgânicos e liberar energia química.

Resposta de desenvolvimento. Mudança física ou fisiológica num indivíduo, irreversível, de longa duração, em resposta às condições ambientais sob as quais ele se desenvolve.

Resposta funcional. Mudança na taxa do consumo de presas por um predador em consequência de uma mudança na densidade de sua presa. *Veja também* Resposta funcional Tipo I, II e III; Resposta numérica.

Resposta funcional tipo I. Relação predador–presa na qual a taxa de consumo alimentar de um determinado predador é diretamente proporcional à densidade de presas.

Resposta funcional tipo II. Relação predador–presa na qual a taxa de consumo alimentar de um determinado predador se estabiliza em altas densidades de presas (saciação do predador).

Resposta funcional tipo III. Relação predador–presa na qual a taxa de consumo alimentar de um determinado predador se estabiliza em altas densidades de presas e é desproporcionalmente baixa em baixas densidades de presa, devido à ausência de uma imagem de busca ou à ineficiência de captura de presas.

Resposta numérica. Mudança no tamanho da população de um predador em consequência da mudança na densidade de sua presa. *Veja também* Resposta funcional.

Ressurgência. Movimento vertical de água, normalmente próximo à costa, onde as correntes de superfície divergem, e que traz nutrientes das profundezas do oceano para as camadas superficiais.

Retardo de tempo. Atraso na resposta de uma população ou outro sistema para mudar no ambiente.

Retroalimentação negativa. Ação de mecanismos de resposta interna para restaurar um sistema ao seu estado ou ponto de funcionamento desejado quando ele se desvia daquele estado.

Ripário. Relativo às margens de rios e similares.

Riqueza de espécies. Simples contagem do número de espécies numa área.

Rizoma. Caule subterrâneo de uma planta, normalmente horizontal, que produz raízes e brotos acima do solo e pode ser modificado para armazenar reservas de nutrientes em carboidratos.

Rotatividade (*Turnover*). (1) Substituição na população dos indivíduos que morrem pelos indivíduos que nascem. (2) *Veja* Diversidade de beta.

Rubisco. Enzima envolvida na fotossíntese que catalisa a reação de RuBP e dióxido de carbono para formar duas moléculas de gliceraldeído trifosfato (G3P). *Também chamada de* Carboxilase-oxidase RuBP.

Saldo de calor. Todos os ganhos e perdas de calor de um organismo por qualquer mecanismo, incluindo o metabolismo, a evaporação. a radiação, a condução e a convecção.

Seleção artificial. Sobrevivência ou reprodução diferencial que resulta de decisões conscientes feitas por humanos em relação a fenótipos desejáveis de plantas, animais de laboratório ou domésticos.

Seleção de espécies. Processo que determina a associação, numa comunidade local, com base na tolerância das espécies do *pool* de espécies regional para as condições locais, suas demandas por recursos, ou suas interações com competidores, predadores e patógenos.

Seleção de estabilização. Sobrevivência ou reprodução diferencial de indivíduos com fenótipos próximos ao valor médio de uma população. *Compare com* Seleção direcional *e* Seleção disruptiva.

Seleção de parentesco. Sobrevivência ou reprodução diferencial que resulta da variação no comportamento social de cunho genético entre indivíduos proximamente aparentados.

Seleção dependente da frequência. Sobrevivência ou reprodução diferencial que depende da frequência de um fenótipo numa população.

Seleção direcional. Sobrevivência ou reprodução diferencial de indivíduos com um fenótipo num extremo da distribuição populacional, resultando num desvio evolutivo em direção àquele fenótipo na média da população. *Compare com* Seleção de estabilização *e* Seleção disruptiva.

Seleção disruptiva. Sobrevivência ou reprodução diferencial de indivíduos com fenótipos em dois ou mais extremos, resultando em um deslocamento evolutivo dos fenótipos individuais para longe da média populacional. *Compare com* Seleção direcional *e* Seleção de estabilização.

Seleção natural. Variação na frequência de atributos genéticos numa população através da sobrevivência e reprodução diferenciadas de indivíduos que portam aqueles atributos.

Seleção sexual. Seleção por um dos sexos de características específicas nos indivíduos do sexo oposto, normalmente exercida na escolha durante o acasalamento.

Seleção sexual de fuga. Seleção sexual por escolha da fêmea que resulta em características sexuais elaboradas de alto custo.

Seleção sexual mediada por parasita. Ideia de que as fêmeas escolhem os parceiros machos com base em características sexuais secundárias que indicam sua capacidade em resistir à infecção por parasitas.

Semelparidade. História de vida caracterizada por um único episódio reprodutivo definitivo. *Compare com* Iteroparidade.

Semipermeável. Diz-se da membrana que bloqueia a passagem de algumas moléculas, normalmente as grandes, mas não outras, menores.

Senescência. Gradual deterioração da função fisiológica com a idade, levando a uma probabilidade crescente de morte; envelhecimento.

Sensoriamento remoto. Coleta de informação geográfica a distância, tal como de imagens obtidas de um avião ou satélite.

Sere. Série de estágios de mudança da comunidade numa sequência sucessional em direção a um estado estável.

Serviço ecossistêmico. Benefício proporcionado por um ecossistema ao sustento da vida humana.

Simbiose. Associação física íntima entre duas espécies, normalmente coevoluídas. Relações simbióticas podem ser parasíticas ou mutualistas.

Simpátrico. Que ocorre no mesmo lugar; particularmente referindo-se a distribuições de espécies sobrepostas. *Compare com* Alopátrico.

Sistema de acasalamento. Padrão de acasalamento entre machos e fêmeas numa população, incluindo o número de acasalamentos simultâneos ou sequenciais, a duração dos casais e o grau de endocruzamento.

Sistema de Posicionamento Global (GPS). Conjunto de satélites colocados em órbita da Terra que enviam sinais que podem ser detectados por receptores próximos na Terra (ou na biosfera exposta) e usados para calcular a latitude, longitude e altitude de qualquer localidade.

Sistema ecológico. Grupo interdependente ou de interação regular de entidades biológicas formando um todo unificado que funciona num contexto ecológico.

Sistema Geográfico de Informação (GIS, SGI, SIG). Programa de computador que permite aos pesquisadores compilar diversos conjuntos de informações geográficas e quantificar características da paisagem.

Sobrevivência (s_x). Probabilidade de que um indivíduo vivendo numa idade ou período (x) sobreviva até o próximo.

Sobrevivenciamento (l_x). Probabilidade de que um indivíduo recém-nascido sobreviva até a idade x.

Solo. Camada de matéria química e biologicamente alterada, que se sobrepõe à rocha ou outro material inalterado na superfície da Terra; o substrato sólido das comunidades terrestres.

Soluto. Qualquer substância dissolvida num solvente.

Sombra de chuva. Área seca a sotavento de uma cadeia de montanhas.

***Stepping stones* ("trampolins ecológicos").** Pequenos fragmentos de *habitat* intervenientes numa matriz de *habitat*, onde os organismos se movendo entre fragmentos de *habitat* adequados podem parar para descansar ou forragear.

Sub-bosque. Camada de vegetação sob o dossel de uma floresta.

Subpopulação. Subdivisão de uma população que troca infrequentemente indivíduos com o restante da população. *Também chamada de* População local.

Substituição. Mudança na dieta em favor de itens alimentares de maior abundância.

Sucessão. Sequência regular de mudanças na composição de espécies de uma comunidade, num *habitat* recém-formado ou perturbado, que progride em direção a um estado estável.

Sucessão primária. Sucessão num *habitat* recentemente exposto ou formado e despido de vida. *Compare com* Sucessão secundária.

Sucessão secundária. Sucessão num *habitat* que foi perturbado, mas no qual alguns aspectos da comunidade original permanecem. *Compare com* Sucessão primária.

Tábua de vida. Resumo das probabilidades de sobrevivência e a fecundidade dos indivíduos numa população por faixa etária.

Tábua de vida de coorte. Tábua de vida que segue o destino de um grupo de indivíduos nascidos numa população num mesmo dado tempo desde o nascimento até a morte do último indivíduo. *Também chamada de* Tábua de vida dinâmica. *Compare com* Tábua de vida estática.

Tábua de vida de tempo específico. *Veja* Tábua de vida estática.

Tábua de vida dinâmica. *Veja* Tábua de vida de coorte.

Tábua de vida estática. Tábua de vida que acompanha os indivíduos de várias faixas etárias numa população num dado período de tempo. *Também chamada de* Tábua de vida de tempo específico. *Compare com* Tábua de vida de coorte.

Taiga. Floresta conífera úmida encontrada em altas latitudes, dominada por árvores de abeto e espruce.

Tamanho de vizinhança. Número de indivíduos numa população incluído num círculo cujo raio é a distância de dispersão de vida de um indivíduo médio.

Tamanho efetivo de população (N_e). Tamanho de uma população ideal que executaria uma deriva genética na mesma taxa que uma população observada.

Tamanho populacional. Número de indivíduos numa população.

Taninos. Compostos polifenólicos produzidos pela maioria das plantas que se ligam às proteínas vegetais, e dessa forma impedindo sua digestão pelos herbívoros.

Taxa de reprodução líquida (R_0). Número de filhotes fêmeas produzido por uma fêmea média durante seu tempo de vida.

Taxa intrínseca de crescimento. Taxa de crescimento de uma população com uma distribuição etária estável.

Teia alimentar. Representação de várias vias de fluxo de energia, interconectadas através das populações na comunidade, levando-se em consideração o fato de que cada população compartilha recursos e consumidores com outras populações.

Teia de conectividade. Teia de alimentação que enfatiza as relações de alimentações entre espécies numa comunidade. *Compare com* Teia de fluxo de energia *e* Teia funcional.

Teia de fluxo de energia. Teia alimentar na qual as conexões entre as espécies são quantificadas pelo fluxo de energia entre um recurso e seu consumidor. *Compare com* Teia de conectividade *e* Teia funcional.

Teia funcional. Teia alimentar onde a importância de cada espécie na manutenção da integridade de uma comunidade é refletida na sua influência sobre as taxas de crescimento das populações de outras espécies. *Compare com* Teia de conectividade *e* Teia de fluxo de energia.

Tempo de coalescência. Período no qual todas as cópias de um gene específico numa população terão descendido somente por acaso de uma única cópia que existiu em algum tempo no passado.

Tempo de dobramento. Tempo exigido para uma população dobrar de tamanho.

Tempo de geração. Período médio entre o nascimento de um indivíduo e o de sua prole.

Tempo de residência. Razão entre o tamanho de um compartimento ecossistêmico e o fluxo através dele, expresso em unidades de tempo; portanto, o tempo médio gasto pela energia ou materiais naquele compartimento.

Teoria da coesão–tensão. Ideia de que a força exigida para levar água do solo e das raízes de uma planta até suas folhas é gerada pela transpiração.

Teoria da tensão–coesão. *Veja* Teoria da coesão–tensão.

Teoria de equilíbrio de biogeografia de ilha. Princípio de que o número de espécies numa ilha representa um equilíbrio entre o processo de colonização de novas espécies imigrantes e o processo de extinção das espécies residentes.

Teoria dos Jogos. Método de analisar os resultados de decisões comportamentais de um indivíduo quando aqueles resultados dependem do comportamento de outros indivíduos com os quais interage.

Teoria metabólica da ecologia. Teoria que estabelece que a temperatura tem efeitos consistentes em muitos processos importantes para a ecologia e para a evolução em muitas escalas.

Termoclina. Profundidade num corpo de água na qual a temperatura muda abruptamente entre uma camada superior de água quente (epilímnio) e uma camada inferior de água fria (hipolímnio).

Termofílico. "Amante do calor"; capaz de tolerar altas temperaturas.

Terpenoides. Compostos secundários, incluindo óleos essenciais, látex e resinas, produzidos pelas plantas como defesa contra os consumidores.

Território. Qualquer área defendida por um ou mais indivíduos contra a invasão por outros da mesma ou de outra espécie.

Tolerância. Em relação à sucessão, ausência da influência por uma espécie na presença ou ausência de outra. *Compare com* Facilitação *e* Inibição.

Torpor. Condição voluntária e reversível de baixa temperatura corporal e atividade fisiológica.

Trajetória de população associada. Ciclo fechado de mudança nos tamanhos populacionais de predador e presa no qual os acréscimos e decréscimos na população do predador acompanham os da população da presa.

Transpiração. Evaporação de água das células foliares e outras partes das plantas.

Transporte ativo. Movimento de moléculas ou íons através de uma membrana contra um gradiente de concentração.

Troca da primavera. Mistura vertical das camadas de água nos lagos temperados na primavera conforme a superfície congelada derrete e afunda. *Compare com* Troca de outono.

Troca de outono. Mistura vertical das camadas de água num lago temperado no outono, após o rompimento da estratificação térmica à medida que a superfície de água esfria e afunda. *Compare com* Troca da primavera.

Vicariância. Divisão de uma população ancestral amplamente distribuída por deriva continental ou alguma outra barreira à dispersão.

Virulência. Medida da capacidade de um parasita ou patógeno invadir e proliferar em tecidos de hospedeiros.

Xérico. Diz-se dos *habitats* nos quais a produção vegetal é limitada pela disponibilidade de água. *Compare com* Mésico.

Zênite. Posição mais alta do Sol durante o dia.

Zigoto. Célula diploide formada pela união dos gametas masculino e feminino durante a fertilização.

Zona afótica. Porção de um corpo de água que se encontra abaixo da profundidade máxima onde a luz penetra. *Compare com* Zona fótica.

Zona bentônica. Sedimentos ou outros substratos no fundo de um rio, lago ou oceano.

Zona climática. Região, no esquema de classificação de clima de Heinrich Walter, definida pelos ciclos anuais de temperatura e precipitação.

Zona de vida. Cinturão mais ou menos distinto de vegetação que ocorre numa determinada latitude ou intervalo de altitude e é característico dele.

Zona entremarés. *Veja* Zona litorânea (2).

Zona fótica. Camada superficial de um corpo de água na qual há suficiente penetração de luz para a fotossíntese. *Compare com* Zona afótica.

Zona limnética. Área aberta de água de um lago ou lagoa além da zona litorânea. *Também chamada* Zona pelágica.

Zona litorânea. (1) Zona rasa no entorno da borda de um lago na qual se encontra uma vegetação enraizada. (2) Parte da costa do mar entre as linhas da mais alta e mais baixa marés. *Também chamada* Zona entremarés.

Zona nerítica. Zona de águas oceânicas rasas desde o nível da maré mais baixa até a borda da plataforma continental.

Zona oceânica. Zona de águas oceânicas profundas que fica além da Zona nerítica.

Zona pelágica. *Veja* Zona limnética.

Zona ripária. Área de vegetação terrestre margeando águas correntes, que é influenciada pela inundação sazonal e elevação do lençol de água.

Zonação. Distribuição de organismos em faixas ou regiões correspondentes ao longo de um gradiente ambiental (por exemplo, zonação de mesolitoral ou entremarés).